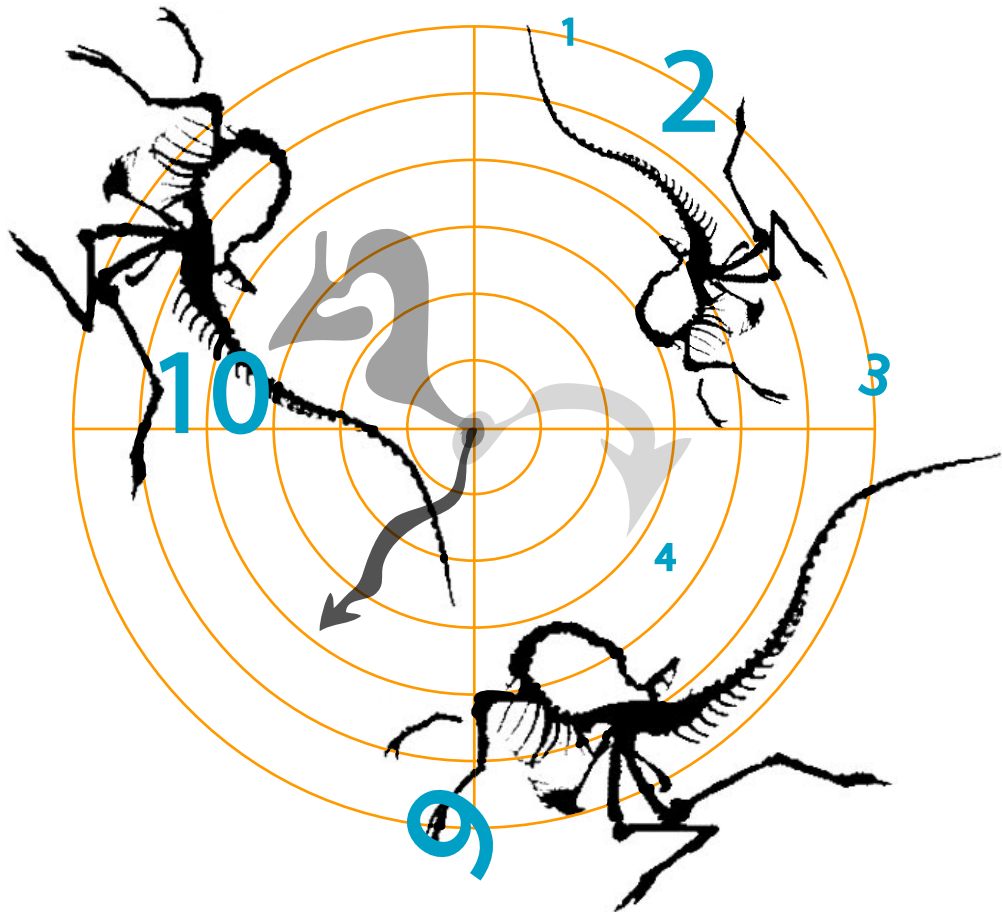


Bioestratinomía y Fosildiagénesis de Arcosaurios.

Aplicación de la Actuotafonomía al estudio de la influencia paleobiológica en el proceso tafonómico.



Oscar Cambra Moo

Unidad de Paleontología, Departamento de Biología.

Universidad Autónoma de Madrid

TESIS DOCTORAL

dirigida por

Ángela Delgado Buscalioni

2006

Bioestratinomía y Fosildiagénesis de Arcosaurios.
Aplicación de la Actuotafonomía al estudio
de la influencia paleobiológica en el proceso
tafonómico.

TESIS DOCTORAL

Oscar Cambra Moo

**Unidad de Paleontología, Departamento de Biología.
Universidad Autónoma de Madrid**

Memoria presentada por **Oscar Cambra Moo**
para optar al grado de Doctor en
Ciencias Biológicas por la
Universidad Autónoma de Madrid

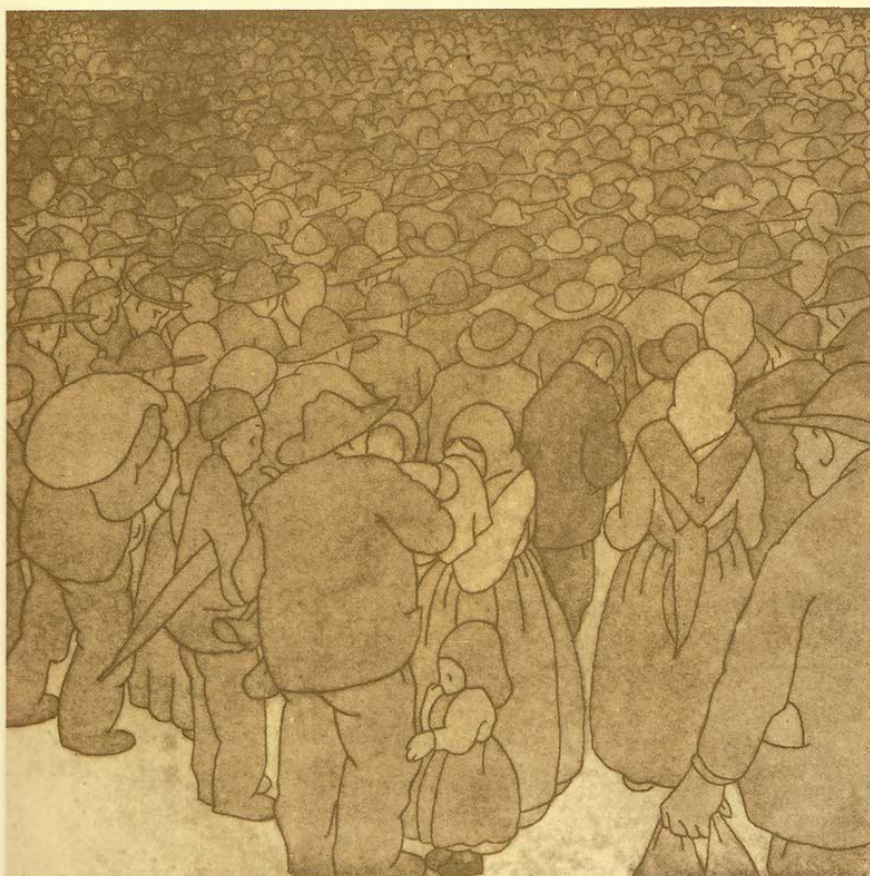
Proyecto de tesis dirigido por la
Dra. **ÁNGELA DELGADO BUSCALIONI**
Profesora titular en la
Unidad de Paleontología de la
Universidad Autónoma de Madrid

Ahora voy a contar
por más que no venga a cuento
Que yo nací tierra a dentro
y por madre tuve a una montaña
Mi padre
mi padre, ha sido y es el padre de todos,
río Miño es su nombre
y creo que así aún le llaman
... y le llaman

Mi pueblo frío
es aguas calientes
Está abajo, al sur
casi encima de la “raia”.
Pero no muy lejos
arriba, hacia el norte
Abraza el mar mi vida de arena
donde sueña
... en una playa

Que tiene nombre de río
sonido de canción
Corazón de cristal
sangre blanca y azul
Cama de agua
donde regresa a dormir el Sol
Noche tras noche,
Con la Luna, espejo de luz
....

“Riazor Blues” (Yosi, Los Suaves)



En Galiza non se pide nada. Emígrase.

Castelao (Nós, 1931)

A todos los que dejé po un mudo que non vin

urip'ni

| | PÁGINA |
|--|-----------|
| Capítulo 1 | |
| Introducción y Desarrollo de Tesis | 21 |
| 1.1 Introducción | 23 |
| 1.2 Registro fósil | 26 |
| <i>El registro fósil de las Hoyas</i> | 28 |
| 1.3 Marco Teórico General | 31 |
| <i>Definición de Tafonomía</i> | 31 |
| <i>Desarrollo histórico de la Tafonomía de Amniota</i> | 32 |
| <i>Aproximaciones teóricas de esta memoria</i> | 35 |
| 1.4 Desarrollo y objetivos de esta investigación | 39 |
| | |
| | PÁGINA |
| Capítulo 2 | |
| Bioestratinomía. Influencia de los factores biológicos en el proceso tafonómico | 43 |
| 2.1 Actuotafonomía de Aves | 45 |
| <i>Proceso de descomposición: datos de las investigaciones forenses</i> | 47 |
| 2.1.1 <u>Actuotafonomía de Gallus gallus</u> | 48 |
| <i>La Muestra</i> | 48 |
| <i>Condiciones de experimentación</i> | 52 |
| 2.1.2 <u>Resultados</u> | 59 |
| <i>Fases postmortem</i> | 59 |
| <i>Fluctuación de las tasas de descomposición</i> | 61 |
| <i>Condiciones particulares del experimento: posición de enterramiento, ausencia de piel y congelación</i> | 63 |
| 2.1.3 <u>Discusión</u> | 64 |
| <i>Factores reguladores del proceso de descomposición</i> | 66 |
| <i>Patrones particulares de la descomposición</i> | 69 |
| 2.1.4 <u>Resumen de Conclusiones</u> | 70 |

| | |
|--|------------|
| 2.2 Bioestratinomía de Arcosaurios Fósiles: | |
| Estados y Secuencias de Dispersión | 71 |
| 2.2.1 Tafoespacio. Método Comparativo para la Posición de Muerte | 72 |
| 2.2.1.1 Análisis de muestra fósil | 72 |
| <i>Variables y caracteres utilizados en el análisis</i> | 72 |
| <i>La hipótesis nula</i> | 74 |
| <i>La muestra</i> | 75 |
| 2.2.1.2 Resultados | 77 |
| <i>Testar la hipótesis nula</i> | 77 |
| <i>Tafoespacio: disposición del cuerpo en el enterramiento</i> | 79 |
| <i>Relación entre variables de dispersión</i> | 82 |
| <i>Secuencias de desarticulación</i> | 84 |
| 2.2.2 Discusión | 91 |
| 2.2.3 Resumen de Conclusiones | 96 |
| 2.3 Medio de producción bioestratinómica | 99 |
| 2.3.1 Estudio de los Ángulos entre los Módulos | 101 |
| 2.3.2 Resultados y Discusión | 103 |
| <i>Inferencia de la producción bioestratinómica</i> | 105 |
| <i>Valoraciones en el registro fósil: fósiles y yacimientos</i> | 108 |
| 2.3.3 Resumen de Conclusiones | 111 |
| 2.4 El tamaño biológico como condicionantes de la fase bioestratinómica | 113 |
| 2.4.1 Análisis de las áreas | 114 |
| 2.4.2 Resultados y Discusión | 117 |
| 2.4.3 Resumen de Conclusiones | 120 |
| 2.5 Estimación del tiempo de producción bioestratinómica | 125 |
| 2.5.1 Muestra fósil | 127 |
| 2.5.2 Cálculo del PMI en el registro fósil | 127 |
| 2.5.3 Resultados | 130 |
| 2.5.4 Discusión | 133 |
| 2.5.5 Resumen de Conclusiones | 137 |

| | |
|--|---------------|
| Capítulo 3 | PÁGINA |
| Fosildiagénesis. Caracterización de la conservación | 139 |
| 3.1 Introducción | 141 |
| 3.2 Conservación de Tejidos | 145 |
| 3.2.1 <u>Conservación de tejidos Biomineralizados</u> | 145 |
| <i>Estructura externa e interna de tejidos biomineralizados en ejemplares de Las Hoyas (Barremiense, Fm. La Huérguina, Cuenca)</i> | 148 |
| 3.2.2 <u>Conservación de tejidos blandos</u> | 151 |
| <i>Estructura de tejidos lábiles conservados en ejemplares de Las Hoyas (Barremiense, Fm. La Huérguina, Cuenca)</i> | 153 |
| 3.2.3 <u>Discusión general</u> | 154 |
| 3.2.4 <u>Resumen de conclusiones</u> | 157 |
| 3.3 Conservación de Molecular | 159 |
| 3.3.1 <u>Estudios preliminares</u> | 159 |
| 3.3.2 <u>Material utilizado y Protocolo de Análisis</u> | 160 |
| 3.3.3 <u>Resultados del análisis</u> | 163 |
| 3.3.4 <u>Discusión</u> | 173 |
| 3.3.5 <u>Resumen de conclusiones</u> | 176 |
| 3.4 Paleohistología y Esqueletocronología en Vertebrados fósiles de Las Hoyas | 177 |
| 3.4.1 <u>Material utilizado y Metodología</u> | 180 |
| 3.4.2 <u>Paleohistología de Enantiornithes</u> | 182 |
| 3.4.2.1 <u>Introducción y Antecedentes</u> | 182 |
| 3.4.2.2 <u>Material estudiado</u> | 183 |
| 3.4.2.3 <u>Descripción histológica</u> | 185 |
| 3.4.2.4 <u>Discusión</u> | 186 |
| 3.4.3 <u>Paleohistología de otros vertebrados de Las Hoyas</u> | 192 |
| 3.4.3.1 <u>Descripción histológica</u> | 192 |
| 3.4.3.2 <u>Discusión y Conclusiones</u> | 203 |
| 3.4.4 <u>Resumen de conclusiones</u> | 205 |

| | |
|--|------------|
| | PÁGINA |
| Capítulo 4 | |
| Conclusiones generales | 207 |
| 4.1 Aprendizaje técnico y colaboraciones científicas | 208 |
| <i>Experimentación actuotafonómica</i> | 208 |
| <i>Técnicas paleohistológicas y esqueletocronológicas</i> | 209 |
| <i>Análisis de tejidos fosilizados</i> | 210 |
| 4.2 Campos de Aplicación y Proyección de Futuro | 213 |
| 4.3 Conclusiones Generales | 215 |
| <i>Datos Actualistas: Actuotafonomía de Gallus gallus</i> | 215 |
| Datos paleontológicos: Factores implicados en el proceso Bioestratinómico de ejemplares fósiles | 216 |
| <i>Patrones de Conservación en el yacimiento de Las Hoyas</i> | 217 |
| <i>Histología de vertebrados fósiles del yacimiento de Las Hoyas</i> | 219 |

| | |
|---|------------|
| Capítulo 5 | |
| Referencias bibliográficas y Apéndices | 222 |
| Referencias | 225 |
| Apéndices | 251 |
| <i>Apéndice 1.</i> | |
| Experimentación Actuotafonómica | 251 |
| <i>Apéndice 2.</i> | |
| Estudio de dispersión | 261 |
| <i>Apéndice 3.</i> | |
| Estados de Dispersión | 267 |
| Apéndice 3A. Desarticulación | 269 |
| Apéndice 3B. Solapamiento | 275 |
| Apéndice 3C. Ausencia | 299 |
| Apéndice 4. | |
| Proporciones y Ángulos | 303 |
| <i>Apéndice 5.</i> | |
| Composición mineral | 309 |

Agrade cimientos

El mar es sólo un pedazo en el océano de
nuestros pensamientos.

Navegando sin velas

A todos, gracias.

En primer lugar me gustaría agradecer a todos los que formáis parte de mi trabajo, y a los que cuidáis de mi entorno más personal, el apoyo que me ofrecéis diariamente. Si no fuera por vosotros, hoy no sería ni la mitad de lo que era hace cuatro años, y no tendría ni la más mínima idea de cómo sostener con cierto aplomo, esta “dualidad” personal a veces insoportable. Yo, como la mayoría sabéis, disfruto de este privilegio no sólo mentalmente, sino también en cada momento de mi expresión, y es por eso, que espero poder seguir ofreciéndooos parte de mis refugios como lugar de encuentro.

Agradezco al Museo de Ciencias de Castilla la Mancha (Cuenca), el préstamo de elementos aislados de ejemplares de la colección fósil de Las Hoyas, con los que se han desarrollado los análisis de histológico y de conservación.

También quiero agradecer:

- A mi directora la Dra. Ángela Delgado Buscalioni (“Buscalíos”) su apoyo incondicional y férrea defensa de la creatividad fundamentada al menos en un 80 % de realidad. El 20 % restante que queda fuera del alcance de una posible predicción, la ciencia se lo debe a su genial personalidad e inteligencia.

- Al Dr. José Luís Sanz García (Pepelu) por officiar el oficio de la Paleontología con ese aplomo y estilo científico irreplicable.

- A la Dra. Marian Fregenal Martínez y al Dr. Xavier Martínez Delclós por su apoyo y consejo en la construcción de los pilares de esta tesis.

- A la Dra. Nieves López y al Dr. Jorge Morales por el ímpetu mostrado durante la evaluación de mi trabajo tutelado. Sus consejos y comentarios han sido realmente inspiradores.

- Al Dr. Sixto Fernández López por introducirme en este mundo de la Tafonomía y por mostrarme su apoyo en todo momento.

- A los Drs. Armand de Ricqlès, Jorge Cubo, Jacques Castanet, y Emmanuel de Margerie, por enseñarme como ver más allá del microscopio, y a Marie Madeleine Loth por el tiempo que dedicó a “pulir” parte de esta tesis en ese maravilloso laboratorio de la séptima planta en la universidad de Jussieu.

- Al Dr. Derek E. G. Briggs por su cordialidad durante mi estancia en Yale y por mostrarme otras maneras de hacer ciencia.

- Al Dr. Adolf Seilacher por compartir alguno de sus momentos “de cigarro” discutiendo sobre la torsión del cuello en *Archaeopteryx*, y también por sus comentarios sobre la publicación del Tafoespacio.

- Al Dr. Armando González por enseñarme primero que es un hueso y luego ser un gran amigo. Te lo mereces, aunque seamos pocos los que te lo reconocemos.

- Al Dr. Francisco Etcheberria Gabilondo (Universidad del País Vasco) por su amabilidad y disponibilidad en el asesoramiento forense y por el tiempo que me ha dedicado siempre sin ponerme ni un solo impedimento.

- Al Dr. Jesús Manuel Peñalosa Olivares (Departamento de Química Agrícola, Geología and Geoquímica, Universidad Autónoma de Madrid), por cederme tan amablemente el recinto para la experimentación actuotafonómica.

- A Jesús Marugán Lobón (el Chuso) por ayudarme a entrar mentalmente en la nube de puntos, y por ser un verdadero colega. Ya sabes, aquí tienes un amigo.

- A Ana M^a Bravo (Anita) por el respeto que le procesa a las cosas justas y a las personas trabajadoras. Desde aquí por afinidad, un fuerte abrazo para la Montse.

- A Luís Acevedo Rodrigues por los esfuerzos cargando sacos, y las birras a la sombra de la fiesta de la luz. A la Dra. Vanda Arlete Faria dos Santos por su amabilidad y por las futuras posibilidades.

- A Sonia Marques Gabriel por ayudarme en la toma de datos durante el experimento.

- A los técnicos Miguel, Fernando, y Miguel por su ayuda en esos momentos difíciles de la no vida, y también gracias por mostrarme la verdad de como funcionan las cosas dentro de la Universidad.

- A Santiago Rello Varona (el papa Santi) y Josefina Rascón Pérez por ser la parte fundamental de mi yo científico, comprender el fregado que tengo por cerebro, compartir metas e ilusiones, y sobre todo por ser mis verdaderos amigos.

- A Fernando Escaso un especial te quiero, y un cuenta conmigo para lo que quieras. No me olvido de ti Bea (Beatriz Chamero), gracias por compartir cafés y sonrisas.

- A Jose M. Pérez Martín, Paloma Fernández Freire, Verónica Labrador Cantero, y Lidia Daimiel Ruiz, gracias por dejaros conocer, sois increíbles. También gracias por nuestras risas cada vez más obscenas y conspiradoras, y sobre todo, gracias por el apoyo que me habéis dado durante la escritura de esta tesis. Algún día probaremos la bañera.

- A Carlos Martínez Pérez por ser un amigo dentro de la ciencia y por estar al otro lado del teléfono siempre que se te necesita, y a Soledad Esteban de Treviño por acogerme en los suburbios de la periferia neoyorquina, y también por la sensibilidad artística compartida. Se os quiere.

- Al cercle (Pauliña, Lourdes, Toni, y Jesús) por todo lo vivido bajo la ikurriña del Chez Gladines de París. Algún día quemaremos la bandera mientras nos echamos una siestecilla en el parque de Luxemburgo.

- A mi madre y a mi hermana por ayudarme y darme su constante cariño desde que estoy en este planeta. Sois las mejores. A mis tíos (Otilia y Manolo) por guiarme como padres durante la mitad de mi vida. A Sita y Mitos, Daniel, Marta, María, Miguel, Andrés, Carmen, Nacho, y como no, a la Dorinda. A todos vosotros, el “clan”, gracias por nutrir mi intelecto desde la base, desde el cariño y el apoyo incondicional.

- A mis amigos de Colmenar y alrededores madrileños, especialmente al Reincy (Alberto Leguey Martínez) con el que descubrí las maneras de vivir, y a la Flaquer (Cristina Flaquer Moragón) que es una gran amiga. Se os quiere mucho.

- A mis galaico-amigos (Alonso, Lito, Jorge) por continuar no frente da testa, privados de algunos sueños, comodidades y servicios. Nos vemos en el Salón Parroquial, al que espero nunca llegar en metro.

- El rincón más poético para mi amada, amiga, y compañera Esther.

Los colores que abrazo, son la frente partida de mis sueños. En ellos, tus lágrimas y las mías, tus miradas con las mías. Que no pase el tiempo en nuestra lámpara de aceite. Mi vida contigo, sentados al horizonte de un norte cálido del sur. No existen los gigantes ni las estrellas, no existe el miedo que pueda asustarnos. Sólo existe el amor y unos pocos kilómetros de desesperada turbulencia.

Gracias por luchar y ser tú misma.

Oscar Cambra Moo

Capítulo 1

Introducción y Desarrollo
de tesis

1.1

Introducción

Las sociedades modernas parecen interesarse cada vez más por la historia de la Tierra y del mundo natural. Es por eso que desde el ámbito científico, se procura generar información mucho más completa y que describa con detalle el funcionamiento de los ecosistemas del pasado. En la actualidad, las disciplinas agrupadas entorno a las ciencias de la Vida y de la Tierra, como puede ser la las Ciencias Geológicas y la Paleontología, tienden a estar integradas por grupos científicos multidisciplinares preocupados cada vez más, por proyectar una visión global sobre la transformación de la naturaleza a lo largo de la historia del planeta. En el caso de la Paleontología, los grupos científicos multidisciplinares tratan de proyectar sus trabajos dentro de los principales bloques de conocimiento que constituyen el sistema conceptual de esta disciplina científica (ver [Fernández-López, 1989a, 2000](#)). Esto es particularmente evidente en la Tafonomía donde al estudio del proceso de fosilización se incorporan las aportaciones sedimentológicas, estratigráficas, geoquímicas, tectónicas, paleoclimatológicas, ecológicas, icnológicas, geomorfológicas, y estadísticas ([Behrensmeyer y Kidwell, 1985](#)).

La Tafonomía, sub-disciplina científica todavía en formación, forma pues parte de esta vanguardia científica de creciente carácter multidisciplinar, y gracias a su desarrollo en los últimos años, proporciona una plataforma muy importante en la inferencia de dinámicas ecológicas ([Behrensmeyer, 2003](#)). En gran medida, el desarrollo de la Tafonomía moderna, se puede vincular a tres acontecimientos que se producen de manera simultánea. El primero, es el incremento de información del registro fósil, tanto en el número de ejemplares (vinculado también a un aumento en el número de yacimientos, [Sanz, 2000](#)), el segundo relativo al estudio de las estructuras que permanecen conservadas. Esto último se debe en gran medida al incremento en la identificación de tejidos blandos conservados, lo que ha provocado la utilización de aproximaciones tafonómicas en la interpretación de cualquier ejemplar fósil ([Schweitzer *et al.*, 2000](#)). El tercer acontecimiento, hoy en día casi

imprescindible en tafonomía, es el uso de la experimentación actualista a la hora de plantear cualquier estudio que implique la reconstrucción de procesos naturales (Kowalewski y Labarbera, 2004).

Gracias a la Arqueología y a las diferentes especialidades enmarcadas dentro de las Ciencias Forenses (p. ej. Tafonomía Forense, Haglund y Sorg, 1996), la Tafonomía, y especialmente la tafonomía de vertebrados, se ha imbricado en un mayor número de campos de estudio donde poder desarrollarse como disciplina. La verdad, es que la Paleontología, como disciplina encargada del estudio de los organismos del pasado (aunque estos tengan representantes en la actualidad), carece de una línea de estudios tafonómicos sobre los grupos de vertebrados. Es por eso, que con este trabajo pretendemos establecer un punto de partida en el desarrollo de la Tafonomía de vertebrados donde se integren conocimientos forenses, aplicados en concreto al estudio de los arcosaurios (reptiles diápsidos).

Como veremos la Tafonomía puede ser muy útil a la hora de generar hipótesis paleobiológicas y paleoecológicas que relacionen a los organismos con dinámicas ecológicas concretas dentro de los ecosistemas del pasado. Por ejemplo, desde que fueron descritos los dinosaurios (Owen, 1841), como “lagartos terribles”, estos despiertan verdaderas pasiones, tanto dentro como fuera de la Paleontología. Tales han sido esas pasiones que durante años la búsqueda del dinosaurio más antiguo, el más grande, el más rápido, el más sanguinario, e incluso el más humano, ha copado el interés por el mundo de los fósiles. Pero lo que resulta realmente curioso, es que ahora son los “dinosaurios emplumados”, los que colocan el interés en la búsqueda del dinosaurio “mejor conservado”. De una manera un tanto sintética podemos decir que la aparición de las plumas en ejemplares fósiles, funda las bases para el desarrollo de lo que hemos nombrado anteriormente como la Tafonomía moderna de Arcosaurios (importancia del estudio de la conservación y de las aportaciones actualistas en el estudio estos fósiles). Desde el descubrimiento en 1861 de *Archaeopteryx*, o mejor dicho el descubrimiento de que el ejemplar tenía plumas, han aparecido, sobre todo en los últimos años, innumerables ejemplares de dinosaurios donde se conservan plumas asociadas (o estructuras tegumentarias fosilizadas semejantes, véase Cambra-Moo, 2004), e incluso se han descrito plumas en partes anatómicas insospechadas (*Microaptor gui*; Xu, 2003). Hoy en día conocemos, gracias a los estudios que incluyen experimentos actualistas, cómo es la fosilización de las plumas (Davis, 1994; Davis y Briggs, 1999), y cómo éstas pueden estar o no asociadas a la conservación de restos óseos según sea el tipo de afloramiento. ¿Deberíamos entonces, replantearnos este problema paleontológico? ¿Por qué no había plumas

en los dinosaurios descritos hasta entonces? Quizás, la mejor respuesta es que nadie las buscó, o que simplemente la respuesta es que se han destruido. Lo peor de todo, es que aun hoy en día, debido a la ausencia de un protocolo útil de toma de datos tafonómicos en la praxis paleontológica, se destruyen potenciales evidencias.

Para elaborar un protocolo, en este trabajo se pretende establecer las bases de un modelo tafonómico, válido para vertebrados, donde se contrasten datos extraídos del análisis de entidades tafonómicas, con los extraídos de la experimentación actualista utilizando criterios forenses. La construcción de este modelo se ha realizado utilizando como referente al grupo de las Aves. Los motivos por los que seleccionamos el grupo de las aves se deben principalmente a que: (a) representan formas vivas dentro del clado Archosauria, y (b) son de fácil acceso para la experimentación actualista.

A lo largo del desarrollo de esta investigación se ha tratado de conocer cuáles son los factores (y su reflejo en las modificaciones tafonómicas producidas) que controlan y regulan los procesos tafonómicos (bioestratinómicos y fosildiagénicos). Para ello se han seguido dos líneas principales donde se analizan: (1) Los aspectos macroscópicos de la modificación bioestratinómica (principalmente en Aves), reconociendo patrones de alteración tafonómica en ejemplares actuales y fósiles. Se ha cuantificado la influencia de los factores biológicos como pueden ser el tamaño o la ontogenia en la fase bioestratinómica, así como la influencia de los factores ambientales en las primeras etapas de la fosilización. (2) Las características principales de la conservación durante la fosildiagénesis. Para ello hemos analizado la estructura (paleohistología) y composición química de diferentes tejidos (biomineralizados y tejidos blandos) en ejemplares fósiles. En vista de los resultados obtenidos, describimos ampliamente el estudio realizado sobre la histología de las aves *Enantiornithes*, y discutimos sus implicaciones en la evolución de su régimen fisiológico.

1.2

Registro fósil

Según [Seilacher \(1985\)](#), existe un sesgo al analizar el registro fósil que hace suponer que las estructuras mineralizadas de los organismos (p. ej. restos óseos, conchas, esqueletos de artrópodos), tienen mayor potencial de fosilización y que este se ve más favorecido en ambientes acuáticos. Evidentemente esta propuesta está fundamentada en un amplio conocimiento del proceso de fosilización, pero no responde a lo que todavía hoy es motivo de discusión, ¿cómo de bueno o completo es el registro fósil?. En el caso particular de las aves, grupo al que se le ha dedicado una de las pocas Tesis exclusivamente en Taonomía ([Davis, 1994](#)), la mayor proporción de restos son elementos óseos aislados, altamente fragmentados, y muy dispersos. Desde siempre este tipo de restos han sido analizados de manera minuciosa y sistemática en los estudios tafonómicos, tratando de descubrir patrones en la asociación de elementos óseos que relacionen los diferentes tipos de acumulaciones con un amplio abanico de dinámicas paleoecológicas diferentes ([Lyman, 1994](#); ver también desarrollo histórico más adelante). Sin embargo, no debe confundirse la abundancia de los restos con la calidad de su registro ([Davis, 1994](#); [Behrensmeyer, 2000](#)). La mayoría de los ejemplares más relevantes dentro de la filogenia de aves está relacionados con afloramientos donde la conservación es excepcionalmente buena, tanto en el número de estructuras conservadas como en la estructura de las mismas (p. ej. tejidos blandos).

En el desarrollo de esta investigación hemos utilizado la información de ejemplares donde la conservación ha sido excepcional (ver muestra en **Apéndice 2**), y donde el grado de completitud de los organismos o su grado de integridad es especialmente bueno. Este tipo de ejemplares, que se asocian mayoritariamente a depósitos tipo Konservat o Konzentrat-Lagerstätten ([Seilacher, 1970](#); [Allison, 1988a](#); [Briggs, 2001](#)), nos ha permitido estudiar en detalle las condiciones o agentes paleoecológicos que intervinieron en la conservación de los restos. El interés por estos ejemplares se fundamenta en que en muchos de estos yacimientos, no sólo se conservan restos óseos,

sino que también lo hacen parcial o totalmente, restos de tejidos no-biomineralizados o blandos (p. ej. músculo, vesícula natatoria, o glóbulos oculares de peces, trazas de pigmentos en algunos insectos, y tegumento epitelial o estructuras tegumentarias en vertebrados). En este tipo de acumulaciones el proceso de descomposición post-mortem se ve altamente ralentizado bien por un enterramiento rápido, por aislamiento en trampa natural, o por una mineralización temprana de los tejidos (mineralización autogénica por tapetes microbianos, [Allison, 1998b](#)), favoreciendo de esta manera la conservación con gran detalle de la estructura de los tejidos, e incluso de los microorganismos encargados de la mineralización de los mismos ([Briggs, 2003](#)). Esta inhibición del proceso de descomposición minimiza el tiempo de descomposición y por tanto las posibles alteraciones bioestratinómicas (p. ej. flotación, transporte, desarticulación, dispersión de elementos, [Seilacher, 2002](#)), haciendo que las entidades tafonómicas reflejen fielmente organización fenotípica o biológica. En nuestro caso, analizamos una muestra fósil de 122 ejemplares con la que hemos construido un espacio de contingencia que compara las distintas posiciones de enterramiento en los diferentes grupos de Arcosaurios fósiles (Cocodrilos, Pterosaurios, Dinosaurios, Aves y Lepidosauromorfos). Todos los ejemplares se localizan en Konservat-Lagerstätten continentales o de transición pertenecientes a los periodos geológicos Eoceno, Cretácico Superior, Cretácico Inferior y Jurásico Superior, y localizados a lo largo del planeta (Europa, Asia, Norteamérica y Sudamérica). Mayoritariamente la muestra se distribuye en los afloramientos de Solnhofen y Messel (Alemania), Las Hoyas (Península Ibérica) y la Formación Chamidianzi-Yixian (China), aunque para diversificar y expandir el trasfondo ambiental y de producción de los fósiles, otros famosos yacimientos han sido añadidos con edades geológicas comprendidas entre el Jurásico y el Cretácico (ver **Apéndice 2**). El concepto de fósil-Lagerstätten se asocia normalmente a ejemplares de yacimientos cuyo origen se puede limitar a procesos como: enterramiento rápido (“obruption”), trampas de conservación (“stagnation”), y tapetes microbianos (“mats”) ([Seilacher, 1970](#); [Allison, 1988](#); [Gall, 2001](#)). Estos procesos, dentro de las etapas más tempranas del desarrollo tafonómico (fase bioestratinómica) se caracterizan por promover la inhibición de la descomposición de la materia orgánica (descomposición aeróbica), minimizando los efectos de la fase bioestratinómica mediante dos mecanismos básicos: aislamiento o anoxia (trampas naturales de resina y asfalto, y enterramiento), y la mineralización (permineralización o mineralización autogénica) ([Briggs, 2003](#)). Por todo esto, los yacimientos tipo Konzentrat o Konservat-Lagerstätten ([Seilacher, 1970, 1985](#)), establecen las mejores condiciones para el estudio de las alteraciones bioestratinómicas tempranas

(donde se desarrollan por lo tanto, en un corto periodo de tiempo), y para reconocer cuales son los factores que pueden regular este proceso, teniendo en cuenta que el organismo no tiene porque perder su integridad biológica estructural en el proceso de fosilización.

El ambiente sedimentario de Solnhofen es interpretado como un lagoon con aguas de extremada concentración salina y una densa estratificación, dando como resultado un estancamiento en su parte profunda sin indicadores de corriente de fondo (Viohl, 1990). Las Hoyas se describe actualmente como un depósito lacustre de aguas continentales poco profundas formado en bajo una influencia climática subtropical o semiárida con alternancia anual de estación seca y húmeda (Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995). La formación de sedimentos en Las Hoyas fue llevada a cabo por una producción autóctona de carbonatos (e. g. precipitación química y bioinducción por tapetes algales y bacterianos). La Formación Chamidiansi-Yixian esta compuesta por series alternantes de sedimentos lacustres y volcánicos que fueron depositados en el fondo de aguas dulces poco profundas de ríos y lagos (menos de 10 m de profundidad). El clima semiárido y los horizontes volcánicos se correlacionan con los eventos de mortalidad en masa que probablemente enterraron a la mayoría de los organismos presentes en la columna de agua (Zhou *et al.*, 2003). El material fósil del afloramiento de Messel fue depositado en el fondo de un pequeño lago que ha sido interpretado como cálido-monomictico subtropical, de condiciones anóxicas, y sin bioturbación. Las arcillas de Messel son ricas en algas y biofilms o tapetes bacterianos que han debido contribuir como trampas de preservación (Wuttke, 1983; Frazen, 1990).

El registro fósil de las Hoyas

Particularmente esta investigación de tesis centra su interés en el estudio de la conservación en los ejemplares fósiles del yacimiento de Las Hoyas (Capítulo 3). Nos planteamos la siguiente pregunta, ¿cómo podemos caracterizar el proceso de fosilización en Las Hoyas?. En esta colección fósil están representados un gran número de tipos diferentes de tejidos orgánicos conservados. Por ejemplo, se han descrito paquetes musculares mineralizados en un ejemplar de dinosaurio (*Pelecanimimus polyodon*, Briggs *et al.*, 1997), glóbulos oculares, membranas del peritoneo de los peces, e impresiones de tejidos en el albanerpetontido *Celtesaurus*. También se han identificado piel y plumas conservadas en los ejemplares de aves como *Eoalulavis hoyasi* (Sanz, 1996), y en un ejemplar recientemente descrito el cocodrilo como *Montsecosuchus* (Buscalioni, 1990). En el caso de los insectos y crustáceos se

conservan mayoritariamente como moldes o como réplicas mineralizadas, o bien como impresiones. Incluso en algunos ejemplares de mecopteros y bleostómidos han conservado el patrón de coloración, así como sus tractos digestivos y tráqueas de respiración. Los crustáceos no presentan restos de su composición mineralógica original, ya que sus cutículas se han fosfatizado. La fosfatización puede estar vinculada a los blooms algales (*Pediastrum* y *Botryococcus*), o bien a las algas y bacterias que conforman los tapetes microbianos. Estos niveles de fosfatos en el medio posiblemente hayan sido determinantes en la conservación de estructuras delicadas, como los ojos compuestos y tractos digestivos de otros géneros de insectos fósiles como *Delclosia* e *Iberonepa*. Los macrorestos de plantas se conservan como impresiones, momificaciones o como elementos carbonizados. Los elementos suelen conservarse articulados como sucede con hojas y semillas, siendo estos más abundantes que troncos, ramificaciones, e inflorescencias. A nivel microscópico también se conservan palinomorfos, y estos parecen estar mejor conservados asociados a las facies someras. En estos casos, las cutículas y membranas mantienen su ornamentación y sus estructuras celulares.

Pero, ¿cuáles son las condiciones o agentes que intervienen en la conservación de los ejemplares de Las Hoyas?. Uno de los posibles factores implicados en la preservación son los tapetes microbianos que se han inferido a través del estudio de microfacies, y observando el sellado bacteriano de los tejidos blandos, como en el caso de *Pelecanimimus polyodon* (Briggs *et al.*, 1997). En este ejemplar los depósitos de carbonato de hierro, resultado del metabolismo de las bacterias que recubre la cresta y el pliegue gular de este dinosaurio, favorecieron la réplica de estos tejidos blandos y de los tegumentos. En recientes publicaciones se describe la importancia de los tapetes microbianos en la preservación de tejidos blandos (Gall, 2001; Peñalver *et al.*, 2002), pero realmente se desconoce hasta qué nivel se produce el sellado bacteriano, es decir, ¿cómo intervienen los tapetes en la conservación molecular?. Otros factores importantes en la conservación dentro del ecosistema de Las Hoyas, son la anoxia y el enterramiento rápido. La anoxia juega un papel relevante en la conservación de la laminación del sedimento y también juega un papel importante en la determinación de la estructura de la comunidad de icnofósiles que se describe en el yacimiento. El enterramiento rápido es notable en la génesis del yacimiento. Inferidos a partir de actuotafonomía en carídeos e iguanas, se estimaría, para los ejemplares mejor conservados de *Delclosia* o para *Hoyolacerta*, un enterramiento de menos de 20 días. Como veremos en el Capítulo 2 los trabajos en actuotafonomía de aves nos han ayudado a inferir, a partir de ejemplares como *Concornis lacustri*, e *Iberomesornis*

romerali, un tiempo de enterramiento en torno a los 15 días, después de haber tenido un periodo de exposición subaérea ([Cambra-Moo y Buscalioni, enviado](#)).

1.3

Marco Teórico General

Definición de la Tafonomía

El proceso por el cual las entidades biológicas y/o restos (o señales) de su actividad (biosfera) pasan a formar parte de la litosfera (registro geológico) se denomina de forma genérica fosilización. La Tafonomía ([Efremov, 1940](#)) del Griego *τάφος* ('enterramiento', 'tumba') y *νόμος* ('ley'), según el diccionario médico-biológico, se define como el estudio de los procesos tales como el enterramiento, la descomposición, etc., que afectan a los restos animales o vegetales durante el proceso de fosilización. Por lo tanto se puede decir que es la disciplina encargada del estudio del proceso de fosilización. Los estudios más vanguardistas definen a la Tafonomía como un sub-sistema conceptual independiente dentro de la Paleontología, que basa (en el sentido de "necesita de") su trasfondo filosófico en la Paleobiología y las Ciencias Geológicas ([Fernández-López, 2000](#)). La Tafonomía a su vez, se compone de dos sub-sistemas o sub-disciplinas que engloban el estudio del proceso de fosilización. Normalmente se asume que los procesos tafonómicos comienzan con la muerte o la producción biogénica (producción de una señal de actividad biológica: huellas, excrementos, puesta, etc.), diferenciando aquellos procesos previos al enterramiento (Bioestratinomía) de los acontecidos después del enterramiento (Fosildiagénesis). La Bioestratinomía y la Fosildiagénesis participan de conceptos, objetos de estudio, campos de aplicación, objetivos y metodologías propias ([Fernández-López, 2002](#)). Pero separar las dos subdisciplinas no es tan sencillo debido a que la barrera que las separa es casi ficticia y todavía hoy en día es motivo de discusión. Desde que [Weigelt en 1927](#) da nombre a la disciplina bioestratinómica se establece el proceso de enterramiento como límite entre las dos sub-disciplinas o fases del proceso tafonómico. Es decir, desde que un organismo comienza a enterrarse hasta que queda totalmente integrado en el sedimento continúa la acción de los factores de alteración bioestratinómica, pudiéndose registrar eventuales procesos de desenterramiento y reelaboración. En la actualidad se establece la muerte o la producción biogénica

como el comienzo de la fase bioestratinómica (y por lo tanto de la fosilización) y, es también en este momento, cuando puede dar comienzo la fase fosildiagenética, aunque siempre con menor intensidad hasta el inicio del enterramiento (**Figura 1**).

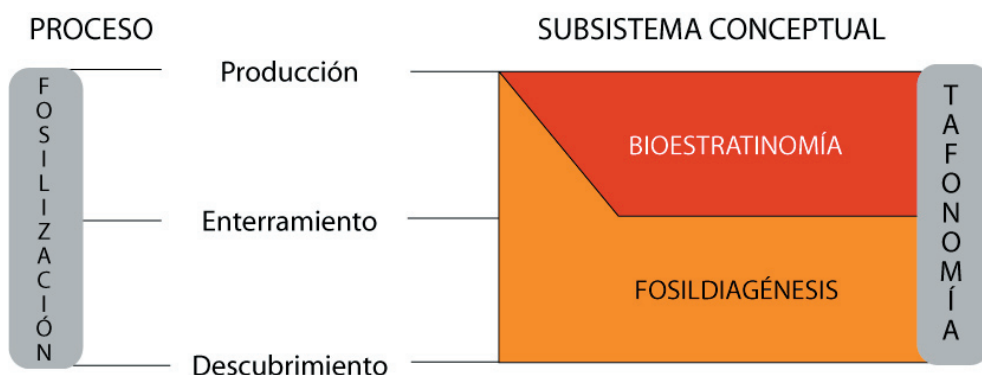


Figura 1. Relación de subsistemas o subdisciplinas dentro de la Tafonomía. Obtenido de Fernández-López (2000). Según Fernández-López pueden existir entidades registradas sin haber cursado fase bioestratinómica, como por ejemplo organismos incrustantes.

Desarrollo histórico de la Tafonomía de Amniotas

La bioestratinomía (Weigelt, 1927/1998) se encarga principalmente del estudio de las modificaciones que tienen lugar en las entidades antes o después del enterramiento si existiese una posterior fase de reelaboración (Fernández-López, 2000). La disciplina bioestratinómica históricamente, ha centrado su interés en el estudio de las asociaciones de restos de vertebrados (del término inglés, “fossil assemblage”) y en la observación de como se producen las alteraciones de los restos (p. ej. alteraciones por digestión o exposición ambiental prolongada), en su proceso hasta convertirse en fósiles. Por un lado, los trabajos de Brain (1980) y Andrews (1990) analizan las concentraciones debidas a la acción biológica en cuevas y en egagrópilas de aves, con el fin de localizar y distribuir especies, describir patrones en las alteraciones e huesos (p. ej. patrones de fracturas), identificación del depredador, etc. Mellet (1974), Dodson (1979), Fisher (1981), Emslie (1991), y Bochenski (1993), estudian restos de digestiones de cocodrilos y egagrópilas de aves con los mismos objetivos, y describen en detalle las alteraciones en los huesos debidas a la acción de los ácidos, mientras que Behrensmeier (1978, 1980, 1982) desarrolla las pautas para reconocer cómo se produce la alteración de los huesos expuestos en superficie. Por otro lado, la Bioestratinomía ha analizado a lo largo su desarrollo histórico, la descomposición y desarticulación de cadáveres (carcasas) actuales reconociendo la impronta ambiental en el proceso de descomposición, es decir,

utilizando el presente como clave en el estudio del pasado. Tras los inicios empíricos desarrollados por Weigelt (1927/1998), describiendo las posiciones de muerte en varios grupos de vertebrados (mamíferos, lagartos, cocodrilos y aves) y su posible utilización en la interpretación de ejemplares del registro fósil, destacan estudios como los de Richter (1928), que nombra a este tipo de estudios con el término alemán *Aktuopaläontologie*. De esta manera hace hincapié en el estudio de los procesos post-mortem en organismos actuales para su utilización en la inferencia paleobiológica. A partir de este momento hasta casi la actualidad los estudios actuotafonómicos ligados a la bioestratinomía se han realizado con cierta regularidad pero siempre con carácter excepcional. Voorhies (1969) simula bajo condiciones controladas el efecto de las corrientes fluviales en la dispersión y transporte de huesos de mamíferos. Schäfer (1972) describe en ambiente marino los efectos de distintos factores ambientales en las carcasas de *Larus argentata* (Ciconiformes). Hill (1979) analiza la descomposición y la desarticulación de carcasas de bóvidos africanos (*Damaliscus korrigum*) sometidas a la influencia de clima árido. Bickart (1984), centrándose también en aves, llevó a cabo el análisis de las asociaciones de restos esqueléticos de aves asociadas a depósitos de llanura de inundación fluvial. Oliver y Graham (1994) analizaron el proceso de descomposición en carcasas de *Fulica americana* atrapadas por la congelación y su posterior desarticulación debida a la acción de diferentes carroñeros. En Davis (1994) y Davis y Briggs, (1998) se describe, y por primera vez se formula matemáticamente, la descomposición de aves en diferentes ambientes sedimentarios. Ya en el siglo XXI, Brand *et al.* (2003) observan y describen en detalle la descomposición de varios grupos de vertebrados (lagartos, mamíferos y aves) enfrentándolos a diferentes medios de descomposición.

La fosildiagénesis (Müller, 1963) por otro lado, se centra en el estudio de los procesos de alteración tafonómica que tienen lugar después de que la entidad biológica pase a formar parte de la litosfera. La fosildiagénesis analiza las modificaciones o transformaciones químicas y físicas de los elementos registrados, tanto a escala macroscópica como a escala microscópica. Es decir, de manera general define cuales son las condiciones que hacen que determinadas estructuras orgánicas se conservan en la litosfera (Seilacher, 1970, 1985; Allison, 1988a). En los últimos años los datos obtenidos del análisis de la composición mineralógica en ejemplares fósiles, a través de estudios geoquímicos y su comparación con datos arqueológicos y paleontológicos, han permitido explorar con detalle el espectro de variación química en los procesos fosildiagenéticos en un gran número de grupos. Los materiales de origen orgánico o biomateriales tienden a ser transformados diagenéticamente en productos más

estables que se supone poseen un mayor potencial de conservación (transformación de biomoléculas en geomoléculas). Estas biomoléculas transformadas serán utilizadas como biomarcadores para describir el proceso de fosilización (Briggs *et al.*, 2000). Además, la conservación de materia orgánica en los fósiles no sólo es posible gracias a la retención diferencial de biopolímeros, sino que también se ha demostrado que procesos de repolimerización *in situ*, como por ejemplo la polimerización de lípidos, forman macromoléculas altamente resistentes a la descomposición (deLeeuw y Largeau, 1993; Briggs, 1999). De manera general, dependiendo de la cantidad de descomposición aeróbica de la materia orgánica (tiempo de exposición a oxidación ambiental, fase bioestratinómica), la mineralización de tejidos, conservará con mayor o menor detalle las estructuras de los organismos. Compuestos como los que componen la pared celular de los tejidos vegetales (celulosa, lignina), son altamente resistentes a la degradación. Pero la conservación de otras biomoléculas menos resistentes como el colágeno, está ligada a la presencia de biominerales (como sucede en huesos, y dientes).

Durante la fase fosildiagenética, hasta los biomateriales más resistentes continúan su descomposición incluso en condiciones de anoxia, aunque de manera ralentizada (López-Martínez y Truyols, 1994). A lo largo del proceso de modificación diagenética, las biomoléculas se transforman químicamente o son reemplazadas, y es en estas variaciones, donde se puede reconocer e inferir la influencia de un determinado ambiente sedimentario o medio de producción, e incluso detectar la acción de un determinado agente que o bien biodegrade o bien inhiba la descomposición. En esta tesis nos gustaría destacar el trabajo experimental desarrollado por Briggs (Briggs y Kear, 1993; Briggs, 1995; Briggs *et al.*, 1997), donde se trata de reproducir en continuos experimentos las condiciones del ambiente sedimentario que han dado lugar a distintos ejemplos de conservación de tejidos blandos (invertebrados como el *Branchiostoma lanceolatum*, artrópodos crustáceos e insectos ortópteros, y vertebrados como peces). También es importante destacar los trabajos realizados en este campo por investigadores españoles, donde aparte de analizar la estructura interna de restos óseo alterados diagenéticamente (estudio de material fósil del yacimiento de Somosaguas, Cuezva y Élez, 2000), se realizan estudios en la composición mineral de restos óseos de diferentes localidades del Neógeno español (Merino, 2000), o del Cretácico Superior de Laño realizado por Astibia *et al.* (1999), con el fin de conocer dentro del proceso de fosilización, los mecanismos de recristalización y reemplazamiento mineral derivados de las diferentes etapas de la fosildiagénesis.

Aproximaciones teóricas de esta memoria

Los trabajos de [Fernández-López \(1991a, resumido en 2000\)](#), proponen un incremento de información tafonómica según se desarrolla el proceso de fosilización (modificación tafonómica y retención diferencial, **Figura 2**). Por un lado, la ganancia de información tafonómica puede potencialmente cursar con pérdida de integridad en la organización paleobiológica. El enfoque que esta investigación pretende desarrollar se basa en esta idea del enriquecimiento informativo, considerando a

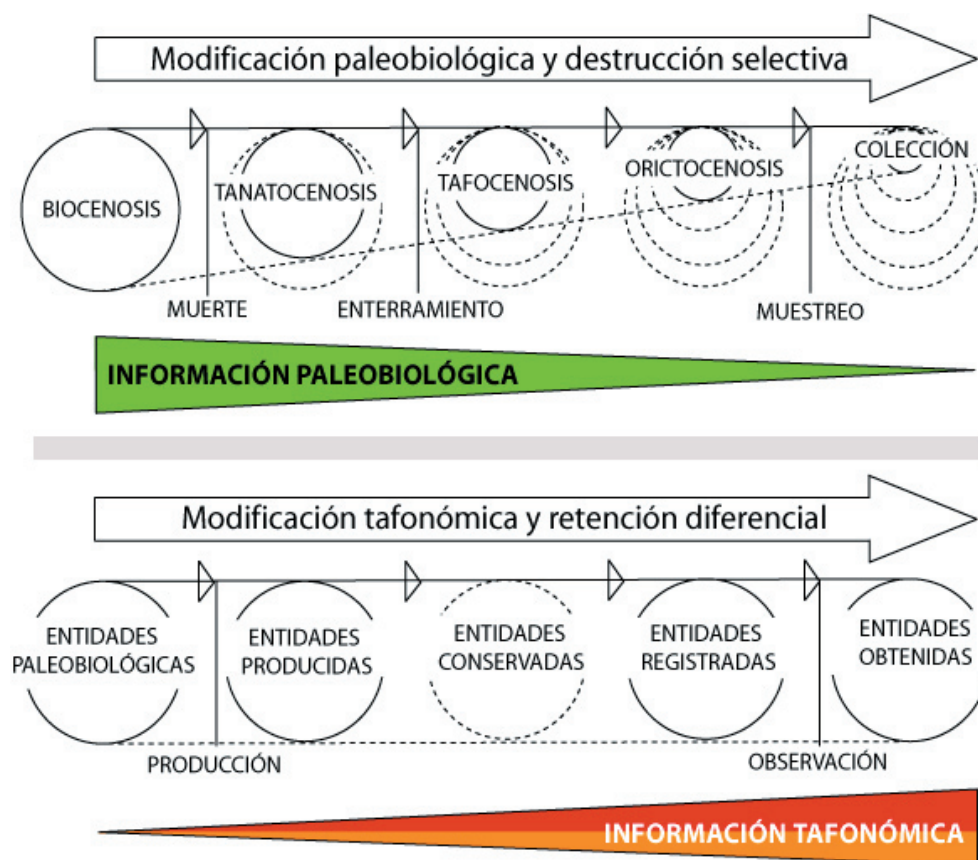


Figura 2. Representación de la relación entre información paleobiológica y la tafonómica propuesta por [Fernández-López \(1991, obtenido de 2000\)](#).

su vez un simultáneo aumento en la información paleobiológica (lado derecho de la pirámide, **Figura 3**). De esta manera, se incide en el hecho de que determinados aspectos de la paleobiología sólo son posibles asociados a la tafonomía, por

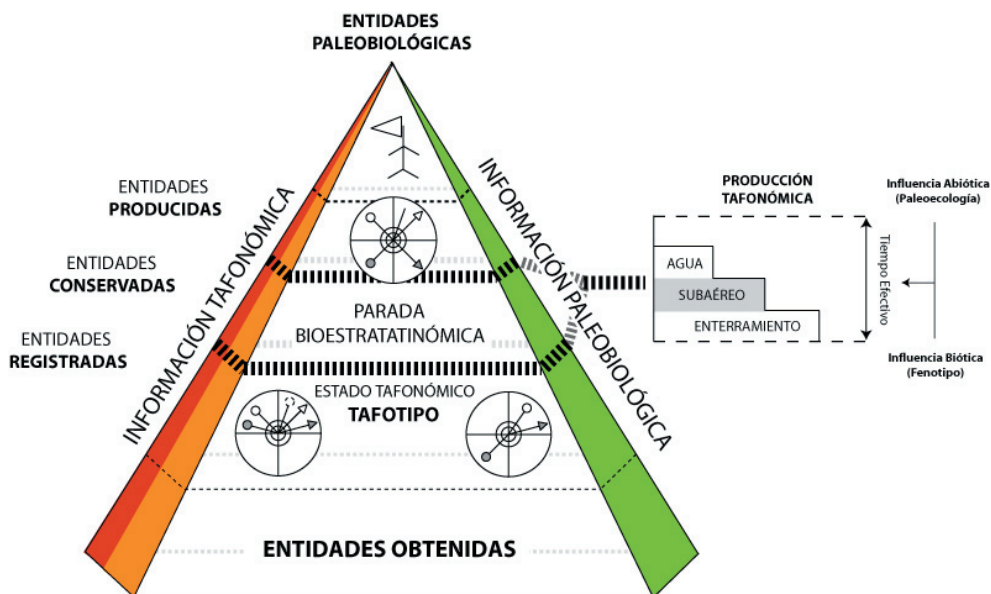


Figura 3. Propuesta de modificación tafonómica donde la información pasa de estar paleobiológicamente autoorganizada a estar tafonómicamente autoorganizada. El proceso de producción esta caracterizado por un “tiempo efectivo” que abarcará la acción de los factores bioestratinómicos. El tiempo de producción en el proceso de fosilización sería homólogo al intervalo postmortem (PMI) que utilizan por los forenses en criminalística. Este tiempo variará en función de factores extrínsecos abióticos (ambiente) y factores bióticos intrínsecos al organismo como pueden ser la morfología o la madurez del organismo.

ejemplo las consideraciones paleoecológica. En este sentido exploramos los aspectos relacionados con los medios de producción que contienen también señales paleoecológicas. Tras la producción se requieren ciertas pautas asociadas al tiempo en el transcurso bioestratinómico, describiendo fases en la alteración que dependerán de las condiciones ambientales y de las características fenotípicas de los organismos. Los medios de producción estarán caracterizados por un “tiempo efectivo” que incidirá en la caracterización de los procesos de alteración (ver **Figura 3**). Así, en la bioestratinomía “del agua”, “subaérea”, etc, habrá un tiempo efectivo particular. En esta investigación se exploran los factores bioestratinómicos dependientes o propios de determinadas organizaciones. De este modo, sería posible (1) describir las fases y el tiempo transcurrido en la diferenciación de cada secuencia de alteración bioestratinómica, (2) encontrar aspectos comunes al conjunto de tipos u organismos estudiados, y (3) ver las desviaciones de los procesos bioestratinómicos, estimando si estas son producidas por factores bióticos o abióticos. La caracterización del

medio de producción tafonómica, en términos de alteración tafonómica debidas a factores ambientales y morfológicos, introduce una novedad en el conocimiento y reconstrucción de la paleoecología y la paleobiología de los ecosistemas y organismos del pasado.

Por otro lado, el registro fósil se define como una entidad autoorganizada, participando de una naturaleza y dinámicas propias (López-Martínez y Truyols, 1994). El registro fósil como entidad autoorganizada, no sólo es fuente de información (tafonómica), sino que además ésta aumenta en el tiempo, convirtiendo al proceso de fosilización en un proceso evolutivo. La fosilización por tanto, es el proceso que hace que las entidades tafonómicas producidas adquieran nuevas características, dentro siempre de un contexto de desarrollo secuencial. Como veremos, las condiciones iniciales del medio de producción y las características fenotípicas de la entidad biológica, van a comprometer la transformación tafonómica de las entidades producidas. De esta manera, se establecerán patrones de alteración comunes donde podremos reconocer el efecto de un determinado factor de alteración tafonómica sobre las entidades producidas. Es por ello que proponemos que la fosilización sea vista como el proceso de desarrollo de las entidades tafonómicas debido a que: **1)** Cada entidad producida en las fases tempranas de su desarrollo tafonómico, debe adquirir una serie de compromisos que dependerán de su localización, disposición y desarrollo biológico principalmente (factores externos e internos) (**Figura 4**); **2)** Los factores de modificación tafonómica deben producir la diferenciación de cada entidad producida conservando siempre alguna reminiscencia paleobiológica en caracteres tafonómicos.

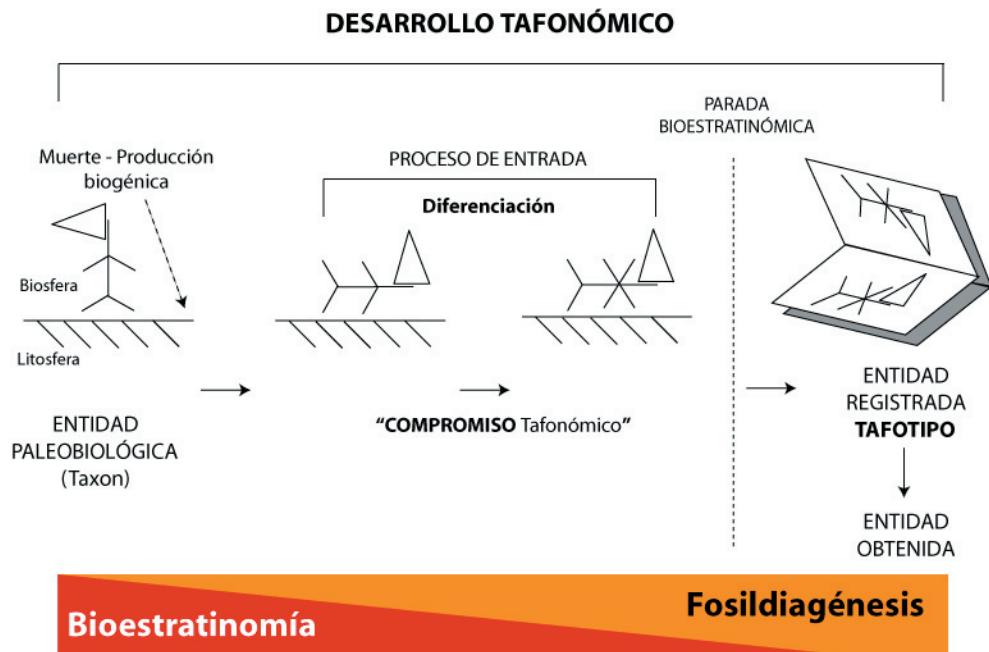


Figura 4. Transferencia de información biológica desde la biosfera hacia la litosfera. Proponemos que la información biológica puede gran influencia al menos en las primeras fases de la bioestratinomía. El proceso de entrada muestra que el sesgo tafonómico está restringido biológicamente.

1.4

Desarrollo y objetivos de esta investigación

El trabajo realizado a lo largo del desarrollado de este proyecto de tesis ha seguido dos líneas principales de investigación. Cada una de estas líneas de investigación se asocia con un sub-sistema conceptual dentro de la tafonomía (Bioestratinomía y Fosildiagénesis), estableciéndose diferentes plataformas desde la que planteemos el desarrollo y objetivos principales de este trabajo:

El primer gran bloque lo ocupa el análisis de la alteración bioestratinómica. Se han analizado los aspectos más relevantes de la descomposición de carcasas de aves actuales, y se han comparado con los datos extraídos del estudio de la alteración tafonómica en arcosaurios fósiles. Hasta ahora el proceso de fosilización ha sido tratado como una secuencia de alteraciones físicas y químicas, donde sólo factores externos como las condiciones ambientales (p. ej. temperatura, humedad relativa, insolación, etc.) tienen la capacidad de regular el proceso bioestratinómico. En base a esto, se podría decir que la bioestratinómica caracteriza tafonómicamente los restos únicamente en función de patrones de fragmentación, deformación, abrasión, coloración, transporte, etc. Pero en este trabajo, hemos intentado localizar los patrones dentro del proceso bioestratinómico, con los que poder inferir la influencia de factores intrínsecos a los organismos (p. ej. tamaño, madurez, morfología), y que de alguna manera también pueden regular el proceso de transformación de entidades biológicas en entidades tafonómicas. Por un lado, nuestro objetivo principal es generar un modelo general que correlacione los diferentes patrones tafonómicos encontrados con los factores bióticos y abióticos recogidos a lo largo de todo el Capítulo 2. Por otro lado, la construcción de este modelo general para la tafonomía de vertebrados, debe fundamentarse en la integración de datos actualistas y paleontológicos. La búsqueda de patrones tafonómicos es posible desde que la idea de un registro fósil incompleto, debida a la dinámica destructiva de la fosildiagénesis ([Efremov, 1940](#)), fue sobre pasada gracias a la aparición de nuevos paradigmas de conocimiento que permiten el análisis de los fósiles como entidades autoorganizadas tafonómicamente

(Fernandez-López, 1989a, 2000). Además, hoy en día el actualismo se asume dentro de la tafonomía como una fuente fidedigna de datos para la contrastación con el registro fósil (Kowalewski y Labarbera, 2004). Es decir, es imprescindible conocer y comprender las pautas y patrones de los procesos biológicos de la descomposición, para poder utilizarlos en la interpretación del registro fósil. Sin embargo, la comparación de datos actualistas con datos extraídos del registro fósil, requiere de premisas teóricas sobre las cuales plantear inferencias paleobiológicas y paleoecológicas.

(1) Analizamos la alteración bioestratinómica temprana desde un punto de vista actualista (Richter, 1928). Para ello hemos desarrollado un experimento actuotafonómico utilizando carcassas de aves actuales, donde hemos tratado de estandarizar los procesos post-mortem en el grupo de las aves, combinando la descomposición de diferentes estados ontogenéticos en distintos ambientes de producción. Con esta experiencia hemos cuantificamos de alguna manera la influencia fenotípica dentro del proceso bioestratinómico.

(2) Realizamos un estudio en ejemplares fósiles producidos en yacimientos tipo Konservat-lagerstätten donde los efectos de la alteración bioestratinómica están minimizados. Nuestro objetivo principal era conocer si existían diferencias en los estados de alteración de los ejemplares según perteneciesen a uno u otro yacimiento. Observamos que la organización fenotípica impone restricciones al proceso bioestratinómico, incorporándose en él como factor regulador por ejemplo de la posición de muerte o de la secuencia de desarticulación. El modelo desarrollado, denominado Tafoespacio, analiza la dispersión (en el sentido del término inglés “scattering”, Lyman 1994) en las entidades tafonómicas. En este caso hemos considerado dentro de dispersión los términos de desarticulación, solapamiento y las ausencias significativas de elementos anatómicos.

(3) Se relacionan ambos tipos de aproximaciones para inferir en el registro fósil los ambientes de producción de aves y otros arcosaurios extintos, así como el “tiempo efectivo” asociado a la fase bioestratinómica (ver **Figura 3**).

La segunda parte de la Tesis plantea como objetivo principal el estudio de la conservación en ejemplares fósiles excepcionalmente conservados (yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten, Seilacher 1870, 1985). Estos análisis se desarrollan en ejemplares fósiles del yacimiento de Las Hoyas. Analizado las principales transformaciones fosildiagenéticas a través del estudio de la estructura tanto de los tejidos biomineralizados (hueso) como de tejidos lábiles (tejidos blandos como

músculo, contenidos digestivos, etc.).

(1) Por un lado, definimos, con el máximo detalle posible, las principales características que describen la conservación en los tejidos (biomineralizados y lábiles) en los ejemplares de la colección de Las Hoyas. Para ello hemos analizado los biomarcadores en cutículas de distintos taxones, y describimos cuales son los posibles agentes y condiciones de conservación, reconociendo de esta manera cuales han sido los aspectos que han favorecido la conservación diferencial de tejidos blandos y/o mineralizados.

(2) Por otro lado, analizamos las características paleohistológicas de los diferentes taxones amniotas (anfibios y reptiles) que caracterizan la fauna fósil del yacimiento cretácico de Las Hoyas. Los análisis paleohistológicos y esqueletocronológicos de los distintos taxones, nos han permitido discutir aspectos relevantes de la edad biológica de los taxones elegidos y la histología de *Enantiornithes*, las implicaciones fisiológicas en las aves primitivas (Sanz, 1997; de Ricqlès *et al.*, 2003).

Capítulo 2

Bioestratinomía: influencia de
los factores biológicos
en el proceso tafonómico

2.1

Actuotafonomía en aves actuales

Actualmente la mayoría de los estudios tafonómicos incluyen referencias sobre datos actualistas, haciendo de estos algo indispensable en Tafonomía. [Kowalewski y Labarbera \(2004\)](#) reconocen tres vías principales para elaborar un estudio actuotafonómico: 1) la observación de procesos naturales realizando trabajos de campo, 2) realizando experimentos en condiciones naturales, y 3) llevando a cabo experimentos bajo condiciones ambientales aisladas y controladas.

Las observaciones ecológicas y actuo-tafonómicas han ayudado a describir complejos mecanismos y procesos, y que establecen patrones en las asociaciones de restos fósiles ([Behrensmeyer, 1978, 1982; Behrensmeyer y Hill, 1980](#)). Los trabajos experimentales que se han realizado en tafonomía, por otro lado no muy frecuentes, han proporcionado la base para la comprensión de los procesos de desarticulación, dispersión y descomposición. Concretamente en la tafonomía de aves, existen experimentos relevantes que sientan las bases desde la cual planteamos nuestra experimentación. [Schäfer \(1972\)](#) fue el primero en describir la descomposición y desarticulación en cadáveres de aves expuestas en medio marino (*Larus argentata*, Ciconiiformes), observando como los procesos postmortem asociados a factores externos (p. ej. desecación, movimientos mareales, etc.), son capaces de modificar la posición original de muerte. [Bickart \(1984\)](#) se dedicó al estudio de estos procesos de descomposición para el ambiente fluvial (utilizando 28 carcassas de *Columba livia*, *Larus delawarensis*, y *Larus argentatus*), viendo como el proceso de desarticulación afecta diferencialmente a los restos, produciéndose la dispersión de los mismos según la dinámica energética del medio. [Oliver y Graham \(1994\)](#) estudiaron carcassas de aves (*Fulica americana*) muertas por una repentina helada, contribuyendo de esta manera al conocimiento de los efectos de la congelación en el proceso de descomposición y autólisis de los tejidos. [Davis \(1994, publicado en Davis y Briggs 1998\)](#) centra su trabajo experimental en la utilización de carcassas de aves de diferentes tamaños y especies, incorporando la formulación matemática a la descripción de la

descomposición, y simulando experimentalmente el proceso de descomposición de las plumas (Davis, 1995). En los últimos años destaca el trabajo de Brand *et al.* (2003) donde se analiza la descomposición de varios grupos de vertebrados (entre ellos ejemplares de aves). Este trabajo minucioso de recolecta de datos se extiende durante casi tres años aportando datos de interés como por ejemplo es la resistencia de la piel a la descomposición en los distintos grupos de vertebrados.

Este apartado es el resultado de la experimentación actuotafonómica en aves, en el que se han incorporado nuevas variables (p. ej. tamaño corporal) para observar como influyen en el proceso bioestratinómico. En esta experimentación actualista hemos utilizado individuos de *Gallus gallus domesticus* sobre cuyas carcasas, se ha realizado un seguimiento forense exhaustivo con descripciones cualitativas y cuantitativas del proceso de descomposición. La finalidad principal era explorar las diferencias bioestratinómicas evidentes en distintos estados del desarrollo ontogenético de *Gallus*. Los datos forenses extraídos nos han permitido la caracterización cualitativa y cuantitativa de las fases postmortem, y el conocimiento de su extensión temporal desde etapas embrionarias hasta ejemplares adultos. De esta manera hemos podido testar, en el proceso de descomposición, el efecto y la significación de la madurez corporal (talla, madurez de tejidos, planteado en Mann *et al.*, 1990; Davis y Briggs, 1998; Dix y Graham, 2000; Brand *et al.*, 2003), enfrentado las carcasas a distintos ambientes de descomposición: subaéreo, enterrados, y en agua dulce. Con este fin hemos introducido las siguientes particularidades dentro de este experimento: carcasas colocadas dorso-ventralmente o lateralmente así como ejemplares sin piel (estudio del efecto potencial que produciría en las carcasas una alteración parcial por depredadores o carroñeros).

Proceso de descomposición: datos de las investigaciones forenses

Las disciplinas forenses han centrado sus esfuerzos en el análisis de cadáveres siempre con el fin de la investigación criminalística (Goff, 2000; Bass y Jefferson, 2003). Sin embargo, algunos autores han realizado estudios que han resultado de crucial importancia para el entendimiento descomposición de cadáveres, no sólo de humanos, sino también de otros vertebrados (Reed, 1958; Payne, 1965; Coe, 1975). En general, la fase postmortem se divide en cuatro fases principales: “fresco” (rigor, algor y livor mortis), “hinchado” (descomposición interna, producción de gas), “descomposición activa” (mayoritariamente ligada a la actividad al desarrollo de larvas de insectos), y “descomposición avanzada” (esqueletonización). Durante las primeras fases del desarrollo postmortem en humanos, los músculos adquieren rigidez y las articulaciones se inmovilizan, siempre siguiendo el sentido de la gravedad (Dix y Graham, 2000). Los estudios de Gill-King (1997) han establecido que el *rigor mortis* comienza entre las 2 y 6 horas después de la muerte (entre 1 y 3 horas según Dix y Graham, 2000) y puede persistir en los cadáveres de humanos adultos aproximadamente entre 24 y 48 horas (35 horas a temperatura ambiente de 21-23°C según Dix y Graham, 2000). El *rigor mortis* depende de la temperatura, de los parámetros ambientales en general y de la masa del cuerpo. Temperaturas bajas y altas concentraciones de sal aceleran el proceso del rigor, mientras que las cálidas aceleran su aparición y desaparición. Es en Dix y Graham (2000) donde se hace mención de manera sucinta de la importancia del tamaño (refiriéndose a la edad) en la duración de las fases postmortem. En humanos de corta edad el *rigor mortis* empieza y termina antes que en adultos ya que en los juveniles el desarrollo muscular es menor: “*rigor may be poorly formed or not apparent in individuals with little muscle mass, such infants or juveniles*” (página, 2). La descomposición de los tejidos, que da comienzo aproximadamente cuatro minutos después de la muerte (Vass *et al.*, 2002), se produce por la autodigestión o autólisis de los tejidos blandos (Clark *et al.*, 1997). Después de 48 horas de la muerte aparecen en el cadáver aspectos singulares (p. ej. ojo nacarado, desprendimiento de la piel y caída del pelo, y abombamiento de la piel) debidos a la acción descomponedora de bacterias y hongos en los tejidos blandos. Las bacterias y los hongos (pertenecientes a los microorganismos que forman la flora intestinal) sufren un tremendo incremento en sus poblaciones produciendo como residuos de su metabolismo gases olorosos (principalmente ácido sulfhídrico, H₂S) haciendo que el cadáver se hinche y adquiriendo el típico tono verde (del término inglés “green hue”). Es entonces cuando se produce la salida del líquido de purga (del término inglés “purge fluid”) por la nariz y la boca (orificios naturales). La fase

de autólisis se solapa con la fase de producción de gas. En ausencia de vertebrados carroñeros, son los invertebrados (principalmente insectos) los que comienzan a hacer desaparecer los tejidos blandos. En una fase muy temprana después de la muerte, los insectos (mayoritariamente moscas) ponen sus huevos sobre el cadáver (Goff, 2000). Cuando las larvas o cresas (término inglés “maggots”) comienzan su actividad, los tejidos de la carcasa se ven drásticamente reducidos debido a la voraz actividad alimenticia de las larvas. En ambiente acuoso la formación de adipocera esta directamente relacionada con las bajas temperaturas que ocasionan un descenso en la concentración de oxígeno (se suele formar en la parte sumergida del cadáver). Finalmente, las carcasas alcanzan total o parcialmente la esqueletonización, dejando los huesos del cadáver expuestos a las condiciones externas, o simplemente protegidos por la piel. Algunas veces la momificación ocurre en aquellos cadáveres que pierden rápidamente sus fluidos por evaporación (p. ej. carcasas expuestas al sol).

2.1.1 Actuotafonomía de *Gallus gallus*

El experimento fue realizado bajo condiciones ambientales controladas, La **Figura 5A y 5B** muestran la situación geográfica del umbráculo utilizado y las condiciones climáticas generales de Madrid durante el mes de julio de 2004 (mes en el cual se realizó el experimento). El umbráculo aislado del exterior por una malla de plástico (**Figura 5C**) fue cedido para la realización del experimento por el departamento de Química Agrícola, Geología and Geoquímica de la universidad Autónoma de Madrid. Este umbráculo de aproximadamente 72 m³ nos ha permitido salvaguardar las carcasas de posibles carroñeros autóctonos (p. ej. perros, gatos y aves), y por otro lado, protegerlas de una posible acción directa del sol y la lluvia.

La Muestra

La muestra se compone de 35 carcasas de distintas edades de desarrollo (diferentes estados a lo largo de la ontogenia de *Gallus*) que fueron colocadas en distintos recipientes (ver **Figura 5D-G**) preparados con arena o bien con agua dulce. Las carcasas apoyadas en un rectángulo de malla plástica fina, fueron colocadas sobre los distintos ambientes; subaéreo (sobre tierra), enterrados en el sedimento, y sumergidos en agua dulce. El estado “embrión” se componía de 8 ejemplares con 19-20 días de incubación retirados del huevo antes de la eclosión. Los estados que describen estados juveniles y subadultos se han nombrado como “J-7”, “J-14” y “J-30”, de 7, 14 y 30 días de desarrollo después de la eclosión (estaban compuestos también por 8 ejemplares cada uno). El estado “adulto”, de seis meses de desarrollo, se

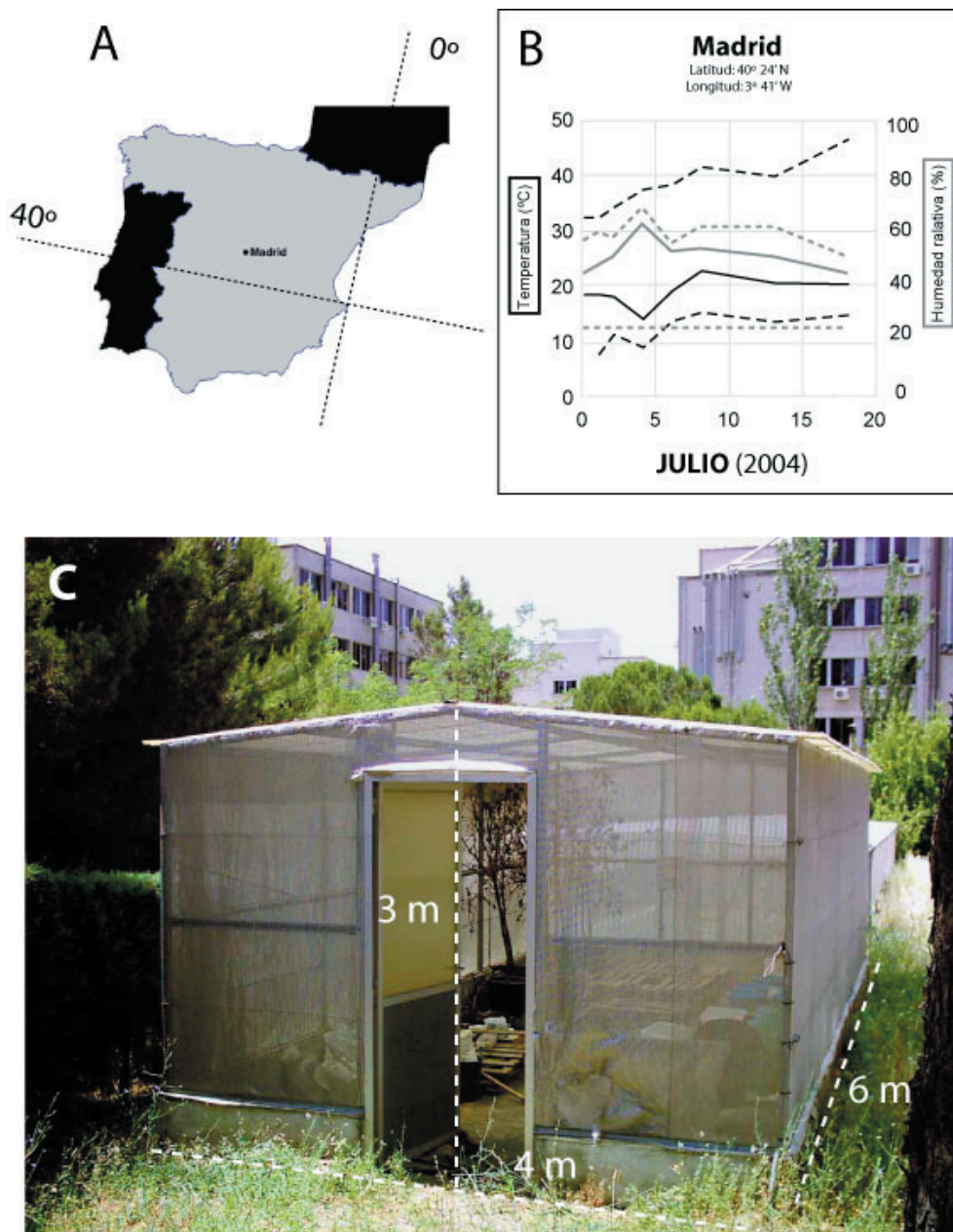
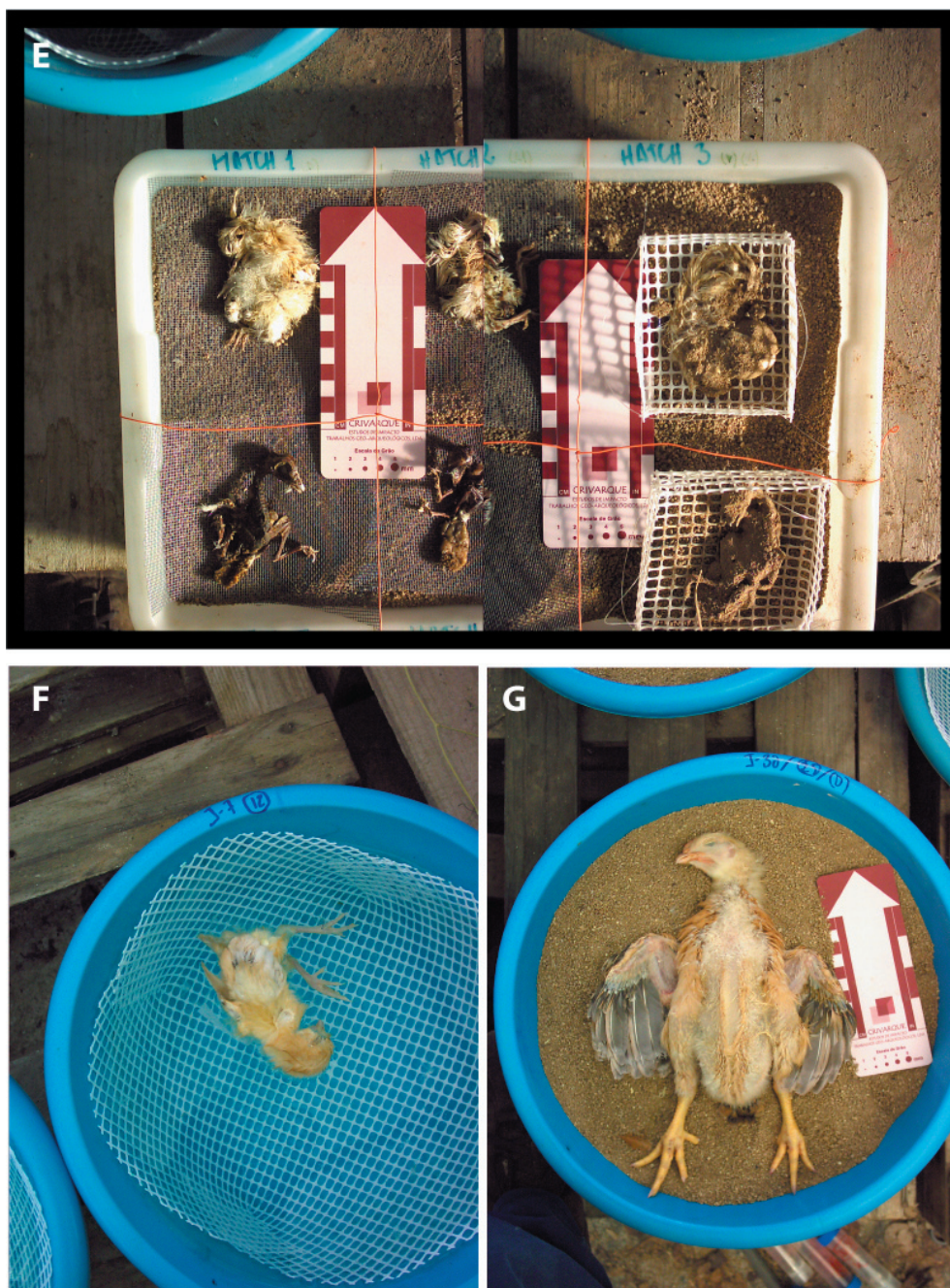


Figura 5. Condiciones de Experimentación. A) Localización geográfica de Madrid dentro de la península Ibérica; B) Gráfico donde se muestran la variación media de la temperatura y la humedad relativa durante el experimento, incluyendo los valores máximos y mínimos; C) Umbráculo cedido para realizar el experimento por el Departamento de Química Agrícola, Geología y Geoquímica; D) Carcasas colocadas en diferentes recipientes plásticos simulando los diferentes medios de descomposición (exposición subaérea, enterramiento, y sumergido en agua); E) Exposición subaérea para ejemplares de pequeño tamaño (de izquierda a derecha, y de arriba a abajo): carcasa en posición ventral, posición lateral, ejemplar enterrado, sin piel posición ventral, sin piel lateral, y sin piel enterrado; F) carcasa en agua; G) carcasa de gran tamaño (J-30) en exposición





Continuación Figura 5

subaérea; H) Termo-higrómetro utilizado para medir las condiciones ambientales dentro y fuera del umbráculo; y I) Medidores digitales utilizados en la cuantificación del pH y la EC (Electroconductividad)



componía de tres ejemplares. El primer día de experimento los ejemplares de los estados “adulto” y “J-14” fueron eutanizados por técnicos especializados siguiendo el protocolo de CO utilizado en la Universidad Autónoma de Madrid para la experimentación con animales. Los ejemplares de los estados “embrión”, “J-7”, y “J-30” fueron eutanizados un mes antes de la realización del experimento y congelados hasta horas antes de empezar el experimento.

Condiciones de experimentación

Los ambientes de descomposición fueron simulados bajo condiciones ambientales comunes. Dentro del umbráculo la temperatura durante los 18 días del experimento alcanzó un valor medio de 18.35 °C (la fluctuación diaria oscilaba entre 9.75 y 33.38 °C). La temperatura media del exterior fue de 17.64 °C (fluctuando entre 9.97 y 33.38 °C diariamente). Las condiciones subaéreas y las de enterramiento fueron simuladas sobre recipientes de plástico rellenos de sedimento arenoso extraído de los alrededores del umbráculo (**Figuras 5E, 5F, 5G**, ver también resumen condiciones iniciales en **Tabla 1**). Los recipientes de plástico se utilizaron para simular los microambientes de descomposición aislando de esta manera los diferentes ejemplares. Solamente los ejemplares de menor talla (p. ej. embrión, J-7 y J-14) fueron colocados en un mismo recipiente de plástico de mayores dimensiones (**Figura 5E**). En el caso de los ejemplares enterrados, se utilizó el mismo tipo de sedimento para cubrirlos aproximadamente a una profundidad de 5 a 10 centímetros. Estos ejemplares fueron colocados en cestas de malla de plástico para poder desenterrados y pesarlos con facilidad. La nomenclatura utilizada para nombrar a los ejemplares refleja su estado de desarrollo biológico, numeración general dentro de la muestra, medio de descomposición, y postura de muerte. Por ejemplo el ejemplar “J-7” (n°11) (*) - (L) identifica al ejemplar 11 de siete días de desarrollo biológico que ha sido enterrado

en posición lateral. En el **Apéndice 1** se detallan los todos los datos obtenidos del experimento que resumimos aquí en las **Tablas 1, 2, y 3**.

| Medio | Número de individuos | Temperatura (°C) | pH | EC |
|---------------|-----------------------------|-------------------------|-----------|-----------|
| Subaéreo | 17 | 22,3 – 24,9 | 8,5 | 0,46 |
| Enterramiento | 9 | 22,3 – 24,9 | 8,5 | 0,46 |
| Agua dulce | 9 | 20,2 – 21,6 | 7,2 | 0,46 |

Tabla 1. Resumen de los datos de los tres medios de descomposición en los cuales fueron colocadas inicialmente las diferentes carcasas. Estos datos representan las características del medio y del ambiente al comenzar el experimento como pueden ser, temperatura, pH del medio, y EC (electroconductividad).

El día 7 de Julio de 2004 (un día antes de comenzar el experimento) se tomaron datos de las temperaturas dentro y fuera del umbráculo. Al día siguiente (8 de Julio, primer día del experimento) los 15 recipientes de descomposición fueron colocados dentro del umbráculo con las carcasas y se tomaron los datos de las condiciones iniciales del experimento (tanto cualitativas como cuantitativas). La colocación de los ejemplares se detalla en la **Figura 5D**. El quinto día de experimentación fueron incluidas las 3 carcasas de ejemplares adultos en el experimento. Durante el desarrollo del experimento se tomaron datos los días 6, 7, 8, 11, 13, y 18 del mismo mes.

Las variables tomadas se agrupan en tres bloques.

- A.** Variables externas: temperatura exterior, temperatura y humedad relativa del interior del umbráculo.
- B.** Variables del límite entre la carcasa y el suelo: temperatura del suelo, pH y salinidad (EC) del suelo. Estas variables fueron tomadas para ver la relación directa entre carcasa y el medio de descomposición (intercambio de sustancias).
- C.** Variables internas: peso de la carcasa, temperatura de la carcasa tomada en el esófago, ano, y musculatura de la pierna.

El experimento fue especialmente diseñado para identificar las alteraciones cualitativas en la carcasa en las etapas tempranas de la descomposición como pueden ser por ejemplo: flotación y postura de la carcasa, adherencia al sedimento, curvatura en la carcasa, desconexiones anatómicas, caída de las plumas, actividad de insectos, y producción de gas. En las Figuras 6A a 6C muestra la representación gráfica de todos los datos, cualitativos y cuantitativos, que se recogieron durante todo el experimento. Además, en la **Tabla 2** se muestra la combinatoria utilizada para el diseño del experimento, donde cada caso individual enfrenta diferentes

| Estado Ontogenético | Medio de descomposición | Con Piel | | Sin Piel | | Total individuos |
|-----------------------------------|-------------------------|----------|---------|----------|---------|------------------|
| | | Ventral | Lateral | Ventral | Lateral | |
| Embrión | Subaéreo | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| | Enterramiento | | 1 | 1 | | 2 |
| | Agua | 1 | | 1 | | 2 |
| J-7 | Subaéreo | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| | Enterramiento | | 1 | 1 | | 2 |
| | Agua | 1 | | 1 | | 2 |
| J 14 | Subaéreo | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| | Enterramiento | | 1 | 1 | | 2 |
| | Agua | 1 | | 1 | | 2 |
| J 30 | Subaéreo | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 |
| | Enterramiento | | 1 | 1 | | 2 |
| | Agua | 1 | | 1 | | 2 |
| Adulto | Subaéreo | 1 | | | | 1 |
| | Enterramiento | 1 | | | | 1 |
| | Agua | 1 | | | | 1 |
| Número total de Individuos | | | | | | 35 |

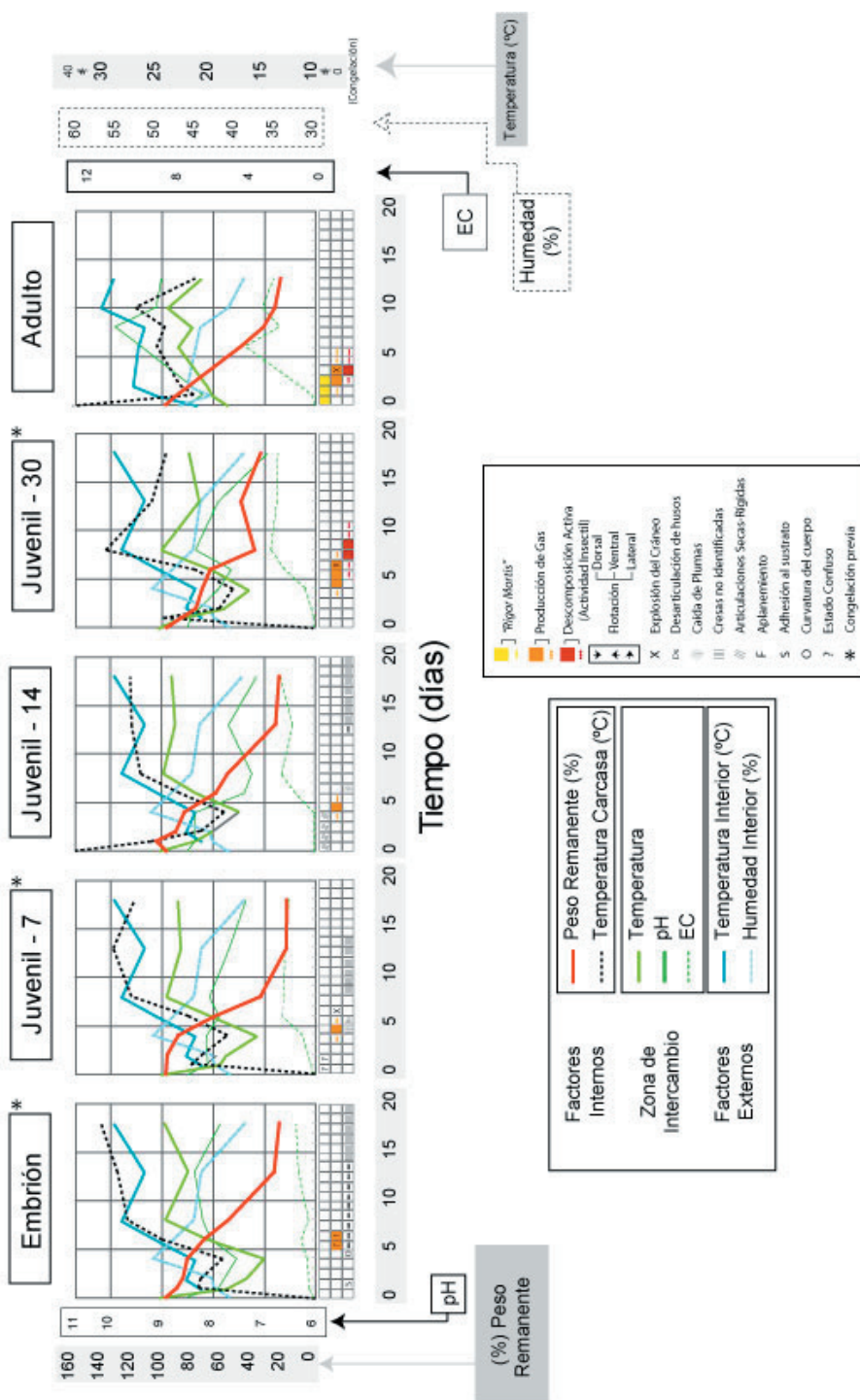
Tabla 2. Diseño del experimento. Cada estado ontogenético se compone de ocho ejemplares y cada uno combina: medio de descomposición (subaéreo, enterramiento o agua dulce), postura de muerte dorso-ventral o lateral, y presencia o ausencia de piel.

variables morfológicas y ambientales. Los experimentos se realizaron en 18 días tras los cuales, las carcasas fueron enterradas simulando un proceso de enterramiento. Con el enterramiento de las carcasas inhibimos en gran medida la descomposición de los tejidos (Allison, 1988a, Briggs, 2003) y la posible desarticulación y dispersión de huesos (ver definición de desarticulación en construcción del tafoespacio). De esta manera, cuando excavemos los ejemplares podremos comparar el estado de desarticulación del esqueleto con el peso (masa) que tenía cuando se enterró (día 18). Como veremos más adelante, esta relación entre estado de desarticulación y peso en el momento de enterramiento, puede ser muy útil a la hora de estimar el intervalo de tiempo postmortem en ejemplares del registro fósil, es decir, el tiempo que una carcasa estuvo expuesta a la alteración biestratinómica.

La humedad relativa y temperatura interna, y la temperatura externa del umbráculo fueron medidas con un termo-higrómetro digital (LCD portátil Digi-Thermo, de -10° C hasta 110° C) (ver **Figura 5H**). Una balanza electrónica (BS-300, error 0,1 g) fue

Descomposición Subaérea

a)



b)

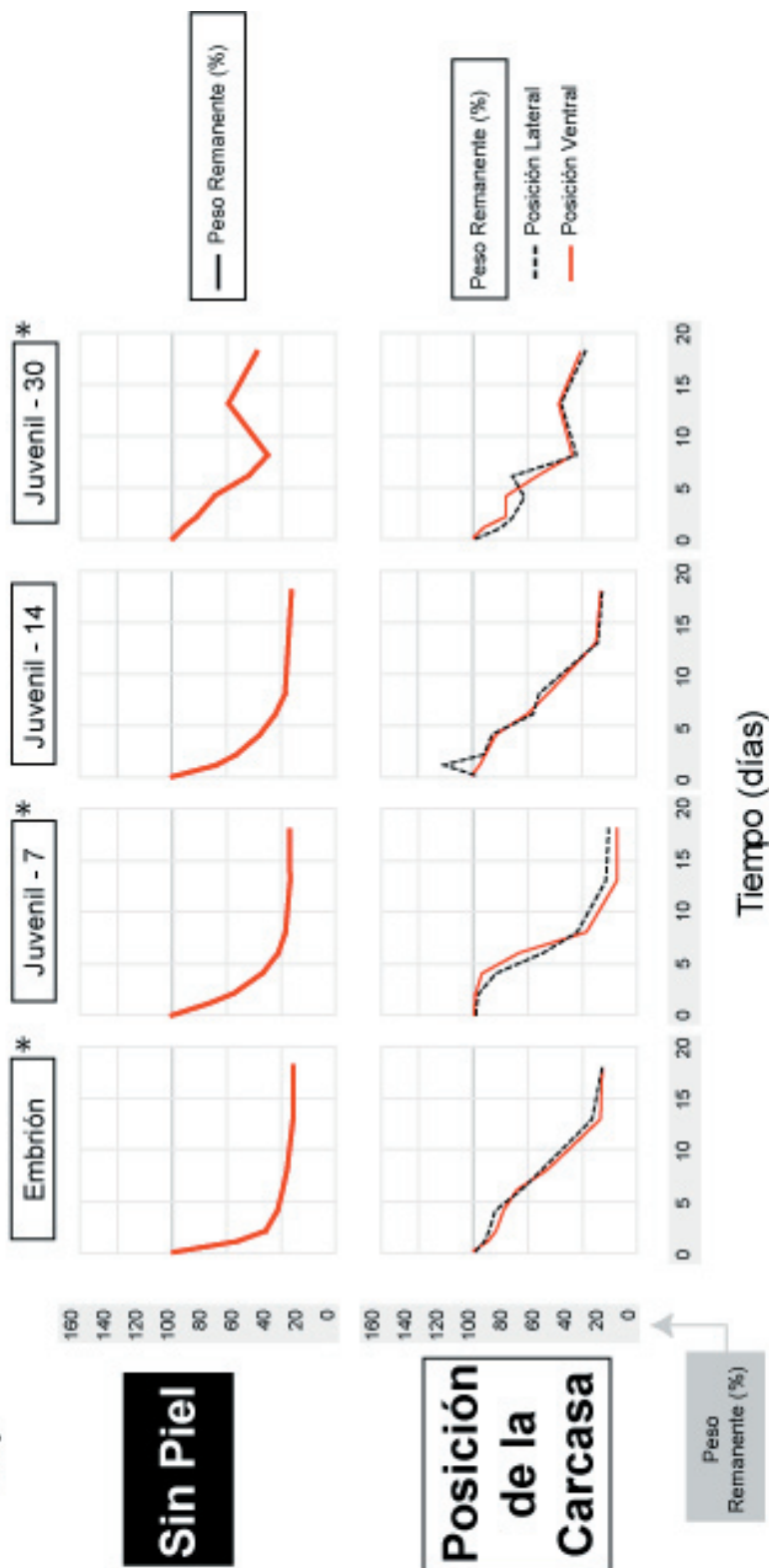
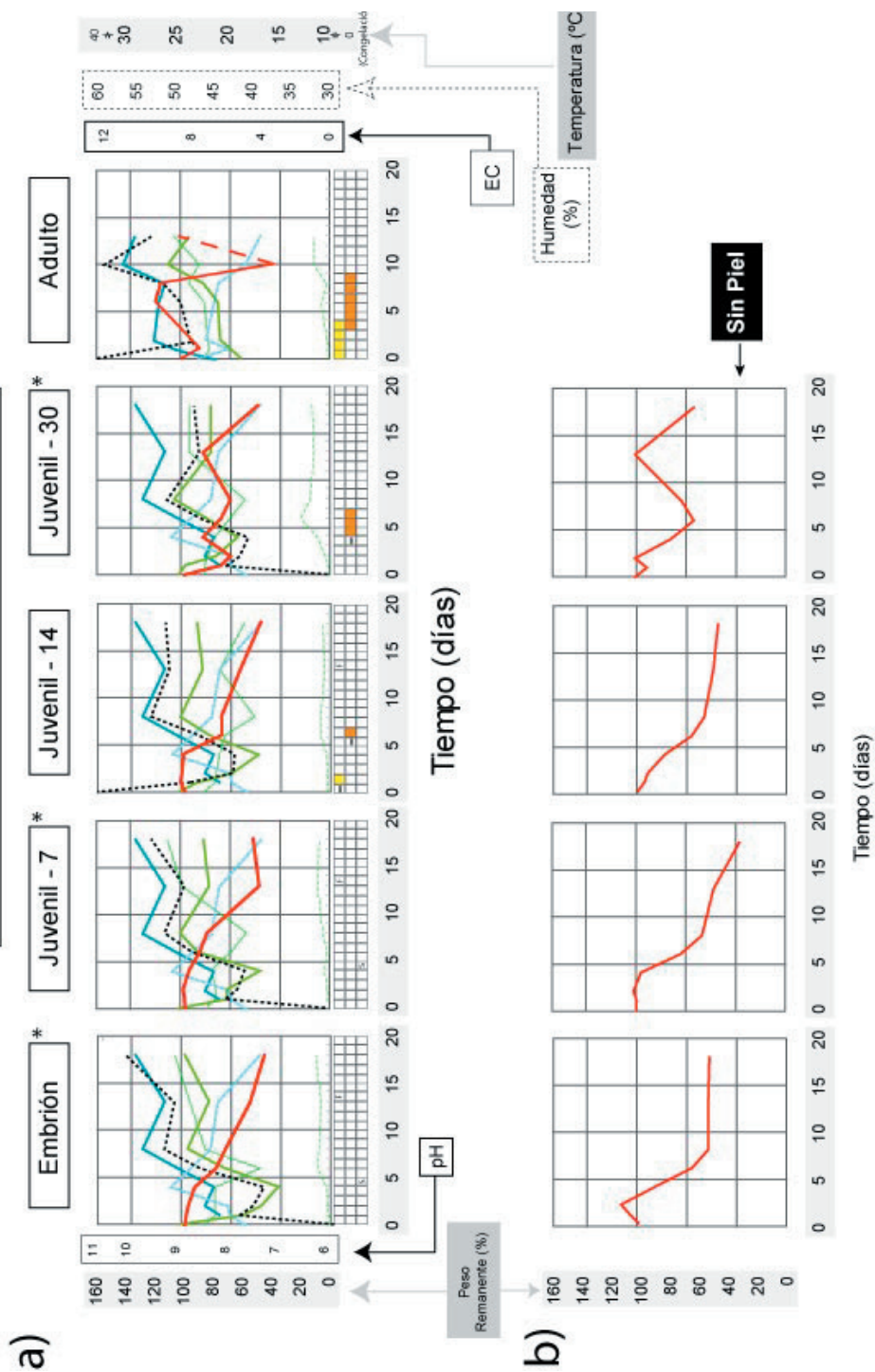


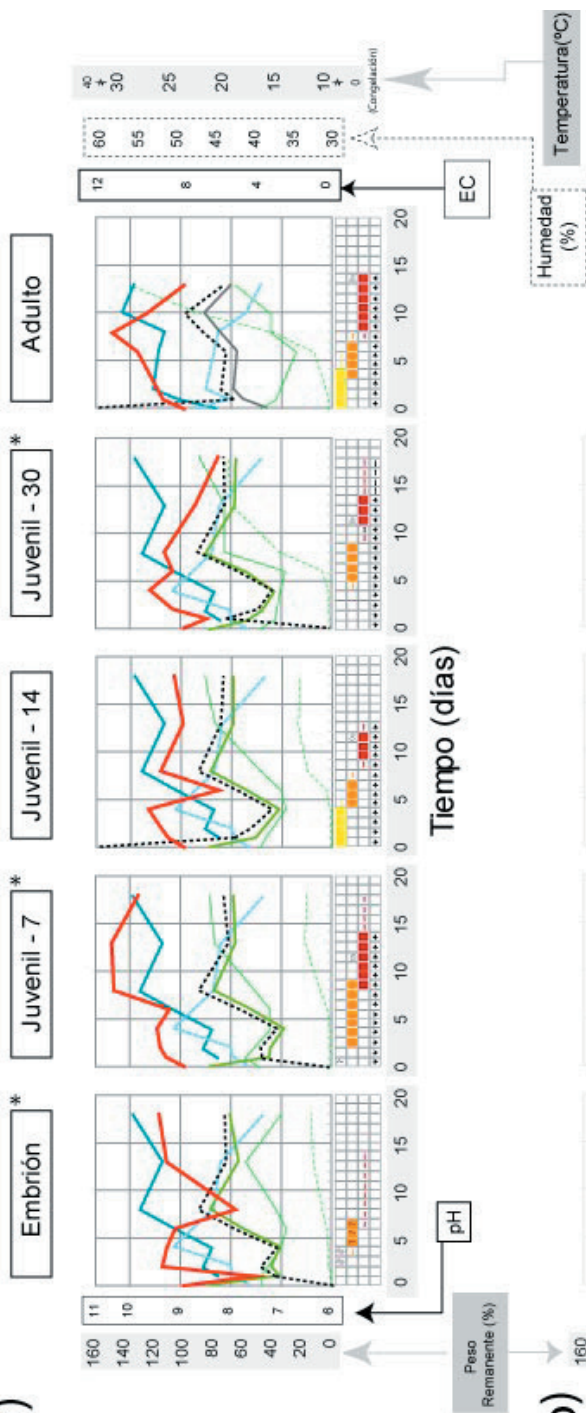
Figura 6. Datos experimentales. Las gráficas bivalentes muestran los datos cuantitativos tomados durante el experimento. Los datos cualitativos se han colocado en cuadrículas debajo de cada grupo de edad, de esta manera se puede observar, como las fases postmortem son distintas según sea la edad del ejemplar. A) Descomposición subaérea (página anterior), (b) Ejemplares en descomposición subaérea sin piel; B) Descomposición bajo el sedimento o en enterramiento; y C) Descomposición en agua.

Descomposición en Enterramiento

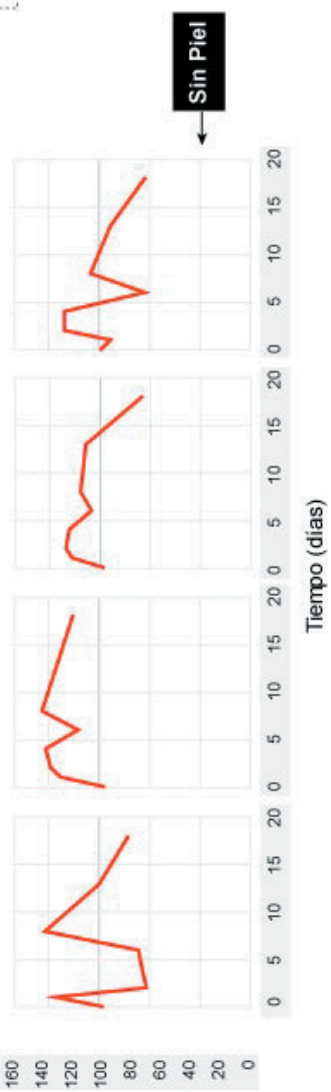


Descomposición Acuática

a)



b)



utilizada para las medidas de variación de la masa en los ejemplares de pequeña talla. Para los de gran tamaño se utilizó una balanza de cocina especialmente habilitada para esa labor. La electro-conductividad (EC) y el pH fueron medidos con sendos aparatos digital para este tipo de mediciones (EC: Milwaukee SM 302 EC meter, rango / resolución; 45,7 ppt / 0,46 ppt; pH: Milwaukee SM 100 pH meter, rango / resolución; 14,0 pH / 0,1 pH) (ver **Figura 5I**).

2.1.2 Resultados

Fases postmortem

Hemos observado a lo largo del experimento diferentes fases en desarrollo postmortem. Aparte de las etapas naturales de la descomposición descritas también en animales ([Payne, 1965](#); [Coe, 1975](#)), se han descrito particularidades que detallamos a continuación.

En ejemplares adultos de *Gallus* el *rigor mortis* se hizo evidente a las 18:45 horas del primer día de experimento. El rigor persistió en ejemplares adultos expuestos en condiciones subaéreas al menos 3 días, en los ejemplares enterrados 4 días, y en los individuos sumergidos en agua el rigor se mantuvo entre 4 y 6 días. Los ejemplares J-14 se mantuvieron entre 3 días en rigor en condiciones subaéreas, y hasta 5 días en agua (**Figuras 6A, B, y C**). Las desviaciones en la fase *rigor mortis* ocurrieron principalmente asociadas a la inclusión de ejemplares congelados (ver discusión más adelante). La temperatura de la carcasa desciende tras la muerte durante el algor mortis hasta equilibrarse con la temperatura ambiental, 24 horas más tarde. Las fluctuaciones en la temperatura de la carcasa se correlacionan con las diferentes fases postmortem, e incluso se llega a elevar la temperatura por encima de la temperatura ambiental debido a la actividad de las cresas (fase de descomposición activa), que provoca, a su vez, un aumento en el pH y la EC del medio al liberar los productos de la digestión de los tejidos.

Subaéreo: En el caso de la descomposición subaérea, descrita en la **Figura 6A**, la producción de gas se extiende entre los días 1 y 3 en individuos J-14, entre 3 y 5 días en el grupo J-30, y entre 2 y 5 días en ejemplares adultos. La acumulación de gas (ver apartado de datos forenses en la introducción) rellena todo el espacio subepidérmico del cadáver a pesar de que la mayoría se produzca en la cavidad abdominal (descomposición de los tejidos internos). Esta fase puede producir desarticulaciones de huesos debido a la purga de gas, que en ocasiones puede rasgar la epidermis e incluso reventarla (J-7 y J-30 el día 7 y el día en adultos). Los ejemplares pequeños

alcanzan poco volumen dentro de esta fase.

Enterrados: En los ejemplares enterrados bajo el sedimento (**Figura 6B**), la producción de gas se extiende entre 1 y 2 días en los juveniles J-14, entre 3 y 4 días lo hace en los individuos J-30, y durante 6 días en ejemplares adultos.

En agua: En el caso de los ejemplares en agua la producción de gas se extiende (ver **Figura 6C**): al menos 7 días en J-7, entre 3 y 4 en J-14, entre 4 y 5 en J-30, y entre 4 y 5 días en los adultos. El periodo de flotación y la postura en la flotación están directamente relacionados con los cambios en volumen de la carcasa. En una primera fase el cadáver flota en una posición intermedia entre dorsal y lateralmente (cabeza y pigostilo expuestos en la superficie) (ver ejemplo **Figura 5E**). Entonces, el aumento de volumen en la región abdominal hace que la carcasa rote hacia una posición lateral completa. Finalmente la carcasa se rota hasta alcanzar la flotación ventral coincidiendo con el máximo volumen alcanzado en la descomposición.

Artrópodos, particularmente insectos, fueron los colonizadores principales de las carcasas. Minutos después de colocar las carcasas en los distintos medios de descomposición, las moscas (Díptera) comenzaron a merodear los cadáveres. El grupo Díptera, el grupo mayoritario dentro del umbráculo, estaba representado por: ejemplares de la familia Calliphoridae (*Lucila caesar*) conocidas comúnmente como moscardas, y ejemplares de la familia Sarcophagidae (*Sarcophaga carnaria*) conocidas como moscas de la carne. Ambas familias poseen diferentes estrategias de colonización de cadáveres para evitar la competitividad. Las moscardas ponen sus huevos en las proximidades del cadáver (ovopistores), mientras que las moscas de la carne son larvapositores acortando de esta manera su ciclo vital y evitando a sus competidores (Haskell *et al.*, 1997). Algunas ejemplares de avispas (Himenóptera) se identificaron volando dentro del umbráculo como típicos depredadores de huevos de mosca (Reed, 1958). Cuando los restos de las carcasas estaban en fase de descomposición avanzada o esqueletonización hicieron su aparición ejemplares del orden de los Coleópteros (escarabajos) en su totalidad pertenecientes a la familia Dermestidae (*Dermestes maculatus*). Exceptuando a los ejemplares enterrados, en los cuales no se detectaron cresas, la fase de gas se solapa con la aparición y desarrollo de las larvas de dípteros (descomposición activa). En la fase de descomposición activa, la población y voracidad de las cresas (mayoritariamente pertenecientes a la especie *Lucila caesar*) sufrieron un incremento exponencial sobre todo sobre las carcasas de mayor tamaño. Incluso en el caso de ambiente acuoso, las cresas colonizaron las partes emergidas de la carcasa. Después de 18 días de experimento las carcasas comenzaron a desarticularse y a hundirse debido a la pérdida de masa

producida por la actividad insectil, haciendo que la cavidad abdominal se llenase de agua y provocando severas desarticulaciones. Las larvas se mantuvieron entre 2 y 6 días, y entre 1 y 4 días en ejemplares J-30 y adultos respectivamente.

Fluctuación de las tasas de descomposición

Por un lado, en las **Figura 6A, B, y C** se muestran detalladamente las fluctuaciones de las variables medidas durante el experimento (factores ambientales, y variables referidas a las variaciones en las carcasas). Por otro lado, en la **Figura 7** se muestran a modo de resumen las fluctuaciones medias del porcentaje de peso remanente (%WR) en los tres medios de descomposición. El porcentaje de peso remanente describe de manera precisa cuál es el peso de la carcasa en cada momento de la descomposición (ver **Tabla 3** para la relación entre porcentaje de peso remanente, y %WL, “weight loss” o porcentaje de peso perdido). Los valores de porcentaje de peso perdido con signo negativo (**Tabla 3**), indican que al final del proceso de descomposición la masa de la carcasa es superior a la inicial, es decir, se ha ganado masa. Por el contrario, el signo positivo indica que en al final del proceso el peso de la carcasa esta por debajo del valor inicial La pérdida ha sido positiva). Como se puede ver en la **Tabla 3** las carcasas sumergidas en agua presentan un patrón totalmente diferente al

| | | Medio Experimental | | |
|-------------------------------|----------------|---------------------------|--------------------------------|-----------------------|
| | | Subaéreo (% WL) | Enterramiento (% WL) | Agua (% WL) |
| Grupo Ontogenético | Embrión | 75,36 | 54,59 | - 16,87 |
| | J - 7 | 80,79 | 46,86 | - 31,14 |
| | J - 14 | 75,1 | 52,14 | - 6,57 |
| | J - 30 | 63,4 | 50 | 23 |
| | Adulto | 76,32 | 60 | 0 |
| Peso medio perdido (%) | | 74,20 | 52,25 | -3,68 |

Tabla 3. Porcentajes de pérdida de masa para cada estado ontogenético en cada uno de los medios de descomposición. El signo negativo significa ganancia de masa (la pérdida total es negativa, es decir se gana masa). Los porcentajes de masa perdida (%WL) fueron calculados utilizando la fórmulas propuestas por [Davis \(1994\)](#) [%WL = 100 – (%WR)]. Símbolos: WL, del inglés “weight loss” o pérdida de masa, WR, “weight remaining” o peso remanente, W_0 es el peso inicial en tiempo igual a cero; y W es el peso en el momento “n”.

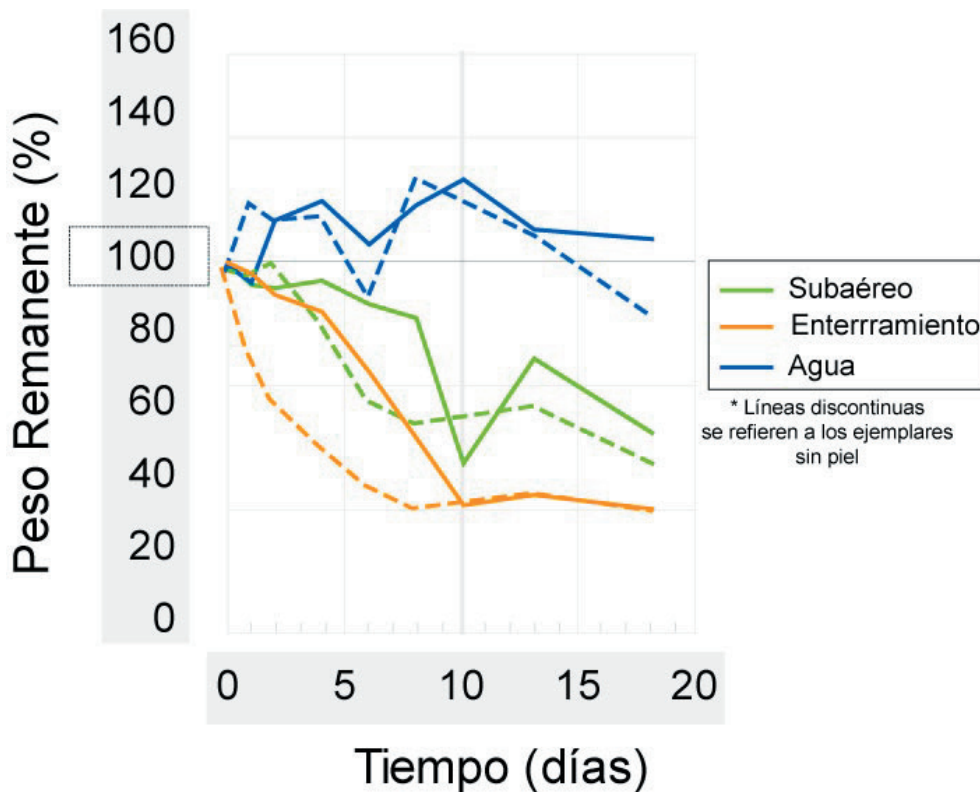


Figura 7. Caracterización de variación media de la pérdida de masa (porcentaje de peso remanente, %WR) durante el experimento. Cada color representa un medio diferente de descomposición. Las líneas discontinuas representan a los ejemplares sin piel. Davis (1994, 1998) propone que $\%WR = W/W_0 * 100$, donde %WR es el porcentaje de peso remanente en cada momento del experimento (ver Tabla 3); W, masa en cada momento en gramos; y W_0 , masa inicial en gramos.

resto de medios de descomposición, y tras 18 días de descomposición presentan masas similares a las iniciales. El patrón de pérdida de masa en medio subaéreo y enterramiento es similar, alcanzándose valores cercanos al 74,20 % y 52,25 % de masa perdida respectivamente durante el experimento (ver **Tabla 3** y **Figura 6A y B**). Sin embargo en agua, como hemos mencionado, las carcasas ganan un promedio de 3,6 % (ver **Figura 6C**).

En condiciones subaéreas de descomposición, el patrón general de la variación en la masa del individuo, sigue una tendencia al descenso de masa en el tiempo (%WR se va haciendo cada vez menor, ver **Figura 7**). En el proceso de descomposición los ejemplares de mayor talla perdieron la masa, por término medio, a mayor velocidad

que los ejemplares menos desarrollados (ver **Figura 6A**). Los ejemplares enterrados tuvieron un comportamiento similar, y sólo en los de mayor tamaño se reconocieron fases postmortem, particularmente debido a oscilaciones en su volumen por acumulación de gas (ver **Figura 6B**). Los ejemplares sumergidos en agua presentan un patrón común en todos los estados ontogenéticos, donde se distinguen dos picos principales de incremento de masa separados por la fase de producción de gas (ver **Figura 7** y **Figura 6C**). Los picos de incremento de masa se corresponden con el aumento de agua debido a que queda retenida en el plumaje, y el segundo se debe a la entrada de agua en la cavidad abdominal tras el desgarro de tejidos producido por la voraz actividad de las cresas.

Condiciones particulares del experimento: posición de enterramiento, ausencia de piel y congelación.

Los ejemplares de *Gallus* expuestos en condiciones subaéreas fueron divididos en dos grupos: individuos colocados en posición ventral e individuos colocados en posición lateral (ver **Tabla 2**). Los datos nos señalan que las tasas de descomposición dependen de la posición de muerte (ver **Figura 6A2**), sin embargo, no ha sido posible establecer un patrón general a través de los distintos estadios ontogenéticos. Los individuos Embrión y J-14 presentan una tasa mayor de pérdida de masa en las posiciones dorso-ventrales que en las laterales. A medida que se incrementa la talla de los ejemplares la tasa de pérdida de masa es mayor en los ejemplares expuestos lateralmente. Este comportamiento sufre ligeras variaciones en los ejemplares J-30 donde la tasa es mayor en las carcasas colocadas dorso-ventralmente hacia el día 4 coincidiendo con la fase de producción de gas. De aquí se puede extraer, que la fase gas afecta más a las carcasas de gran tamaño expuestas ventralmente.

Las carcasas en las que les fue retirada la piel (ver **Tabla 2**, y **Figuras 6A2, 6B, y 6C**) no sufrieron las fases postmortem y la descomposición fue llevada a cabo por microorganismos (principalmente en tejidos internos). Todos los especímenes siguen un patrón homogéneo y regular diferente al de los ejemplares con piel (ver líneas de puntos en la **Figura 7** y **Figura 6C**). En condiciones subaéreas las carcasas se deshidrataron y disecaron, es decir, se momificaron (alta y rápida evaporación del agua de los tejidos). Las carcasas enterradas sin piel perdieron su masa más rápido que las expuestas sobre el sedimento. Los incrementos de masa tardíos presentados por algunos de estos ejemplares (enterrados sin piel) deben estar relacionados con la adhesión de sedimento a la carcasa. En las carcasas en agua se formó adipocera en la

zona del cuerpo sumergida en agua. Las zonas del cuerpo emergidas se deshidrataron igual que en ambiente subaéreo.

En el **Figura 6A**, son evidentes los grupos donde no se han evidenciado fases postmortem. Este suceso lo localizamos en los grupos Embrión, J-7, y parcialmente en el grupo J-30. Curiosamente, estos grupos coinciden con los ejemplares que se mantuvieron congelados antes de comenzar el experimento. El motivo de su previa congelación es obvio. No es fácil obtener un número tan elevado de cadáveres, de distintas edades, el mismo día. Este efecto debido en principio a la congelación se repite de la misma manera en todos los medios (ver **Figuras 6B, y 6C**), haciéndose mucho más evidente en los grupos Embrión y J-7, es decir, los más inmaduros. Excepcionalmente, los ejemplares J-30 en exposición subaérea y enterramiento, presentan acumulación interna de gas y aparición de cresas en la fase activa de la descomposición (restringido a ambiente subaéreo solamente). En el caso de los ejemplares que se descomponen en ambiente acuoso se evidencian la formación de gas y aparición de cresas tanto en ejemplares J-7 como en J-30.

2.1.3 Discusión

El experimento realizado, conducido bajo condiciones ambientales controladas, nos ha permitido comparar la descomposición en aves de distintos estadios ontogenéticos (desde ejemplares que todavía no habían sido eclosionados hasta ejemplares adultos), en diferentes condiciones de descomposición. Los datos obtenidos de este experimento establecen las bases para organizar un modelo general sobre el proceso de descomposición en aves (ver **Figura 8, y Figura 9**), incluso cuando la muestra y las condiciones de la experimentación no reproducen fielmente todas las condiciones de la descomposición en condiciones naturales. Lamentablemente, no se ha recogido toda la información de utilidad en el experimento, como podrían ser por ejemplo ciclos de actividad insectil (utilizados en las disciplinas forenses para calcular el intervalo postmortem, [Goff, 2000](#)), o las posibles interferencias debidas a la proximidad de las carcasas ([Bass y Jefferson, 2003](#)). No obstante, nuestro objetivo principal se centró en la descripción cualitativa y cuantitativa del proceso de descomposición, incorporando como novedad a los estudios realizados hasta el momento, el análisis de la influencia del tamaño del ejemplar en el proceso bioestratinómico.














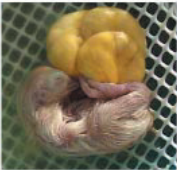




| | Embrión | J - 7 | J - 14 | J - 30 | Adulto |
|---|---|---|---|---|---|
| SUBAÉREO  |  |  |  |  |  |
| ENTERRADO  |  |  |  |  |  |
| ACUÁTICO  |  |  |  |  |  |

Figura 8. Alteraciones más significativas a lo largo de los distintos grupos ontogenéticos (de desde embriones a ejemplares adultos), enfrentados a los diferentes medios de descomposición (subaéreo, enterramiento en el sedimento, y acuático).








| INFORMACIÓN BIOLÓGICA | | INFORMACIÓN TAFONÓMICA | | | | | | | |
|---|--|--------------------------------------|----------|---|---|-----------------------------------|--|-----------------------------------|-------------|
| Superficie / Volumen Ratio | | Fases Postmortem | | | | | | Ratio Pérdida de Masa | |
| Juvenil | Adulto | Rigor mortis | | Producción de Gas | | Actividad Insectil | | | |
|  | | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto |
| ONTOGENIA Medio | | | | | | | | | |
| DESCOMPOSICIÓN | SUBAÉREO  | • No Fases | • Fuerte | |  | • Pequeños | • Grandes • Voracidad y elevada población | • Retardada | • Acelerada |
| | ENTERRAMIENTO  | • No Fases • Pegado • Aplanado | • Fuerte | |  | Sin Diferencias significativas | | Sin Diferencias significativas | |
| | ACUÁTICO (Agua Dulce)  | • Fuerte • Flotación | |  | | • Pequeños | • Grandes • Voracidad y elevada población | | |

Figura 9. Modelo general para la descomposición de *Gallus*. Observamos las variaciones en los distintos medios de descomposición con respecto a las fases postmortem (*rigor mortis*, producción de gas, y actividad insectil). En la parte derecha del esquema vemos como la tasa de pérdida de masa varía según hablemos de ambientes terrestres o acuáticos. La relación superficie volumen varía según se trate de individuos juveniles o adultos.

Factores reguladores del proceso de descomposición

Nuestros resultados muestran que el tiempo de extensión de las fases postmortem, y la intensidad de las alteraciones producidas durante la descomposición se ven modulados por el efecto de la talla y tamaño corporal del ejemplar (edad o desarrollo ontogenético), las condiciones ambientales, y en cierto grado por la postura de la carcasa (postura de muerte). En las **Figura 8** mostramos fotografías de los ejemplares utilizados en el experimento, ilustrando como se distribuyen las diferencias más significativas que hemos descrito durante el desarrollo postmortem de los diferentes grupos de edad en los distintos medios de descomposición.

1) Influencia de la edad-tamaño: En la **Figura 9** caracterizamos las diferencias morfológicas a través de la ontogenia, utilizando la relación superficie-volumen (recuadro de líneas gruesas en la **Figura 9**). Esta razón biológica es variable durante la ontogenia donde a medida que un organismo crece la relación superficie-volumen se va haciendo más pequeña. Esta ratio afecta de manera diferencial a las fases postmortem y en especial a la fase de producción de gas y de actividad insectil (descomposición activa), donde las variaciones de volumen son mayores, y pueden ser interpretadas como un factor de modificación de la integridad del esqueleto y la completitud del mismo. De manera general, la descomposición subaérea y en medio de enterramiento siguen un patrón similar, tal y como describíamos en el apartado de resultados (**Figura 7**). Otra característica común a ambos medios es la posición del cráneo (primera y segunda fila en la **Figura 8**). La cabeza suele estar en posición lateral, y en el caso de que la posición sea lateral en formas enterradas también el cuello se curva hacia delante (pico orientando hacia zona abdominal) (ver **Figura 8**). El *rigor mortis* es sólo evidente en ejemplares adultos al igual que la fase de acumulación de gas. En las carcasas expuestas en superficie las cresas se hacen evidentes y éstas son de mayor talla en las carcasas adultas (bajo sedimento no se observaron), lo que provoca una aceleración en la tasa de pérdida de masa con respecto de la descrita para ejemplares juveniles. En las carcasas enterradas no son evidentes diferencias en las tasas de descomposición debidas a la ontogenia. La descomposición en agua es muy diferente, tal y como pudimos ver en el apartado de resultados (revisar **Figura 7** y **Figura 6C**). En ambiente acuoso la tasa de pérdida de masa también está acelerada en los ejemplares adultos debido a que tras la apertura de la cavidad abdominal, debido al desgarrar de tejidos por la expulsión de gas, las cresas destruyen vorazmente los tejidos, en incluso se llegan a producir severas desarticulaciones por el efecto de la rápida pérdida de masa.

En resumen, cuando el ejemplar es pequeño, su proceso de descomposición es mucho más dependiente de los factores externos que cuando el ejemplar es adulto y de gran talla. Los ejemplares más pequeños (embrión, J-7, y J-14), que tienen una relación superficie-volumen grande, se ven mucho más afectados por la acción de la desecación (o momificando los tejidos), y por el peso del sedimento (produciéndose el colapso del cuerpo), y/o por la adhesión de sedimento (lo que como veremos podría estar relacionado con la replicación de estructuras o producción de moldes en el proceso de fosilización). En cambio, los ejemplares de mayor masa (J-30, adultos), se ven mucho más afectados por las variaciones postmortem debidas a los cambios en el volumen ocasionados por la acumulación de gas y la relación

entre cantidad de tejido e insectos. De esta manera se ven mucho más afectados por procesos como la desarticulación, necrocinesis (el gas acumulado se libera de manera violenta), y distorsión (el rigor es más intenso en ejemplares adultos, parte superior derecha **Figura 8**). También se ha observado, en el caso de lo juveniles expuestos sobre el sedimento (esquina superior izquierda en la **Figura 8**), como una mínima acumulación de gas producida en el cráneo, origina una gran desarticulación del mismo, ocasionada seguramente por la débil unión entre sus huesos que además todavía no están bien osificados.

2) Condiciones ambientales: De manera general podemos decir que las condiciones ambientales amplifican los efectos que hemos mencionado. Un buen ejemplo son las torsiones amplificadas en las carcasas expuestas en agua. Por ejemplo, en el lateral derecho de la **Figura 8**, donde se sitúan los ejemplares adultos, observamos como las torsiones del ejemplar descompuesto en agua son mayores que las descritas para el ejemplar enterrado, y muchos más que en el caso del ejemplar expuesto subaéreamente. Es decir, las temperaturas menos oscilantes y un poco inferiores (al estar enterrado o sumergido en agua), o la hidratación de tejidos al estar en agua, amplifican el efecto de torsión producido inicialmente por el *rigor mortis*. Otros ejemplos, los podemos encontrar en: el desprendimiento de las plumas coberteras, y la separación de la piel, que sólo se produce en ambiente subaéreo; y la desarticulación de huesos que sólo se asocia a la exposición subaérea o estados de flotación prolongada en ambiente acuático. Las plumas de los ejemplares de pequeño tamaño (embrión, J-7, y J-14) enterrados en el sedimento se pegaron al sedimento alrededor del día 4, y sus cuerpos colapsaron (haciéndose planos), cerca del día 14.

3) Posición de muerte: En la parte inferior del **Figura 6A2** se compara la pérdida de masa en carcasas de exposición subaérea con posiciones ventrales y laterales. Ambas curvas son muy similares en los grupos ontogenéticos. Sin embargo, cualitativamente los estados de desarticulación son mayores en las expuestas ventralmente. Esto es mucho más evidente como ya hemos explicado en ejemplares adultos (más acumulación de gas), por eso al comparar los dos ejemplares J-30, observamos que el ejemplar que yace dorsalmente está más desarticulado que el que lo hace lateralmente.

Patrones particulares de la descomposición

Los ejemplares juveniles no presentaron fases postmortem diferenciadas, creemos que debido a un proceso de desecación en tierra (factor ambiental, como acabamos de ver), y/o debido a la ausencia de microorganismos en sus tejidos internos (factor intrínseco). [Oliver y Graham \(1994\)](#) describieron como la congelación introducía variaciones en el proceso de descomposición, lamentablemente este no fue su objetivo principal sino la descripción de las alteraciones debidas al carroñeo de las carcasas. En nuestro caso los ejemplares que se conservaron congelados antes del experimento presentaron desviaciones de las fases postmortem (cuadrículas de datos cualitativos en **Figuras 6A, 6B, y 6C**). Sospechamos que en los ejemplares juveniles (sobre todo los embriones) los microorganismos que componen la flora y fauna intestinal no están bien desarrollados en etapas tempranas del desarrollo, haciendo que se alteren de esta manera sus fases postmortem. Además la actividad de las ceras no fue evidente en estos ejemplares, lo que seguramente también esté relacionado con la cantidad de tejidos (ratio superficie-volumen) o con la falta de madurez de los mismos. También es probable, que el proceso de congelación-descongelación haya contribuido a la alteración de la química de la descomposición, desnaturalizando las proteínas que constituyen los tejidos ([Micozzi, 1997](#)). Este autor describe como tras la congelación los órganos son indistinguibles y se produce la hemólisis de la sangre, y los análisis que realiza al microscopio revelan pérdida de detalle nuclear en las células de los tejidos.

2.1.4 Resumen de Conclusiones

1. La descomposición de carcasas juveniles y adultas es diferente. La variación morfológica durante la ontogenia de un organismo procesos puede ser explicada a través de los cambios en la ratio superficie / volumen (**Figura 9**), es decir, un organismo juvenil tiene en proporción mucha más superficie que volumen, lo contrario que en un ejemplar adulto. Estas diferencias en la relación superficie / volumen pueden ser el origen de las diferencias encontradas en las tasas de descomposición para cada uno de los grupos de edad, siendo estas más rápidas en ejemplares adultos.

2. Se ha visto que la extensión temporal de las distintas fases postmortem, y la intensidad de las alteraciones producidas en ellas, dependen en gran medida de factores intrínsecos al organismo (estado de desarrollo biológico de cada ejemplar), de factores extrínsecos (condiciones ambientales donde se produzca la descomposición), y en menor grado de otros factores que también se asocian principalmente al organismo, como puede ser la posición de muerte.

(a) El proceso de descomposición subaéreo y cuando la carcasa está enterrada mantienen una dinámica similar de pérdida de masa. La diferencia es que en el ambiente subaéreo la mayoría de los tejidos desaparecen por la actividad de las cresas, mientras que en las carcasas enterradas mantienen parte de todos sus tejidos. Por un lado, en la exposición subaérea la producción de gas ocasiona; desarticulación y pérdida de huesos (ver **Figura 8 y 9**), separación de la piel en las patas, y el desprendimiento de plumas. Por el contrario, los ejemplares enterrados se caracterizan por la adhesión de tejidos blandos al sedimento (p. ej. plumas), y porque sus esqueletos colapsan haciéndose planos y previendo así la desarticulación (en los ejemplares más pequeños la carcasa se hace plana cerca del día 14).

(b) En el medio acuático las alteraciones postmortem producen un grado superior de distorsión. Posiblemente estas torsiones sean el resultado de la acción del *rigor mortis* sumado al efecto que produce la hidratación de los tejidos al estar sumergido en agua (**Figura 8 y 9**). Finalmente en las carcasas expuestas en agua tras la salida del gas, las torsiones se transforman en severas desarticulaciones.

3. En las carcasas donde no se han localizado fases postmortem se puede deber: a que los microorganismos que componen la flora y fauna intestinal no están bien desarrollados, como es el caso de los ejemplares más pequeños, o a que la congelación-descongelación puede haber alterado químicamente el proceso de descomposición, desnaturalizando las proteínas que constituyen los tejidos ([Micozzi, 1997](#)) (ver **Figura 6A-C**)

2.2

Bioestratinomía de Arcosaurios Fósiles: Estados y Secuencias de Dispersión

El análisis del estado de alteración de una carcasa, en realidad el análisis de la dispersión de los elementos que la componen, ha sido históricamente interpretado y cuantificado en Tafonomía en términos de desplazamiento lateral de los restos esqueléticos de los organismos encontrados en el registro fósil (Lyman, 1994), y de manera experimental, como vimos en la introducción del apartado de actuaotafonomía. Las medidas de dispersión son la base para la cuantificación de los estados de alteración en los ejemplares, y para posteriormente inferir las dinámicas energéticas (la mayoría relacionadas con el transporte), de los distintos ambientes sedimentarios. Dispersión y necrocinesis se han relacionado la mayoría de las veces con la influencia de factores externos (Behrensmeyer, 1982). Sin embargo, los datos experimentales que hemos expuesto en el apartado anterior, nos han demostrado que la regulación del proceso bioestratinómico también esta influenciada por factores intrínsecos a los organismos (p. ej. tamaño y madurez).

En esta parte de la investigación nos hemos centrado en el estudio de ejemplares fósiles de arcosaurios, tratando de enfatizar la idea de cómo a través del análisis de las alteraciones en las entidades tafonómicas (estado de alteración de una carcasa, es decir, posición de enterramiento, nivel de desarticulación, etc.), podemos llegar a reconocer la influencia de los factores ambientales y de la organización morfológica en el proceso de dispersión y necrocinesis. En esta ocasión entendemos por organización morfológica, la resistencia de la organización fenotípica de un organismo a la desarticulación. Para describir de manera general la dispersión (en el sentido del término “scattering”, Lyman 1994, página 122) de Arcosaurios hemos caracterizado tafonómicamente una muestra de 122 ejemplares de arcosaurios fósiles (aves, dinosaurios, pterosaurios, y cocodrilos), y donde también hemos incluido algunos ejemplares lepidosauromorfos como grupo externo de comparación. Los

ejemplares proceden de localidades a lo largo de todo el mundo y mayoritariamente se pueden catalogar como Konservat-Lagerstätten donde (caracterizados por una fase bioestratigráfica muy corta). El análisis está basado en la cuantificación de la dispersión individual evaluando: **1)** el grado de desarticulación, **2)** la disposición del cuerpo después del enterramiento, **3)** el grado de elementos esqueléticos o partes del cuerpo que se solapan entre sí, y **4)** la ausencia significativa de elementos óseos. Incorporamos de esta manera nuevas variables a los estudios realizados por Davis (1994, 1996), Davis y Briggs (1998) y Hill (1979). Nuestra hipótesis inicial sitúa a las entidades tafonómicas registradas (tafotipos, ver más adelante **Figura 14**) estrechamente ligados a sus grupos taxonómicos, de esta manera cada grupo paleobiológico tendrá un comportamiento tafonómico diferente.

Nuestro objetivo principal es resaltar las igualdades en la organización morfológica que pueden estar generando la aparición de patrones en la dispersión. En este sentido, trataremos de generar un modelo que establezca una explicación parsimoniosa para la dispersión en un amplio espectro de localidades y condiciones paleoambientales. Si la dispersión está únicamente relacionada con los factores ambientales (sedimentología, paleoecología y régimen tafonómico) podremos esperar similitudes en la alteración de especímenes de la misma localidad pero de distinto grupo taxonómico. Discutiremos la firmeza del modelo y consideraremos como los factores internos y externos afectan a la dispersión.

2.2.1. Tafoespacio. Método comparativo para la Posición de Muerte

2.2.1.1 Análisis de la muestra fósil

Variables y caracteres utilizados en el análisis

Basándonos en la organización morfológica de un tetrápodo, utilizamos un prototipo modular para reducir la complejidad a la hora de comparar el número de elementos óseos entre un ave y un cocodrilo (ver **Figura 10**). Las variables exploradas (representadas en el recuadro de la **Figura 10**) se refieren entonces al estado de dispersión de los ejemplares de la muestra según los módulos descritos en el prototipo. La disposición de los ejemplares es definida mediante la combinación de los niveles de desarticulación, ausencia de elementos y el grado de solapamiento, definiendo de esta manera su estado de dispersión. Las variables de desarticulación están caracterizadas de acuerdo con los 33 puntos de articulación biológica que describimos en el prototipo de tetrápodo (círculos rojos simulan los puntos de

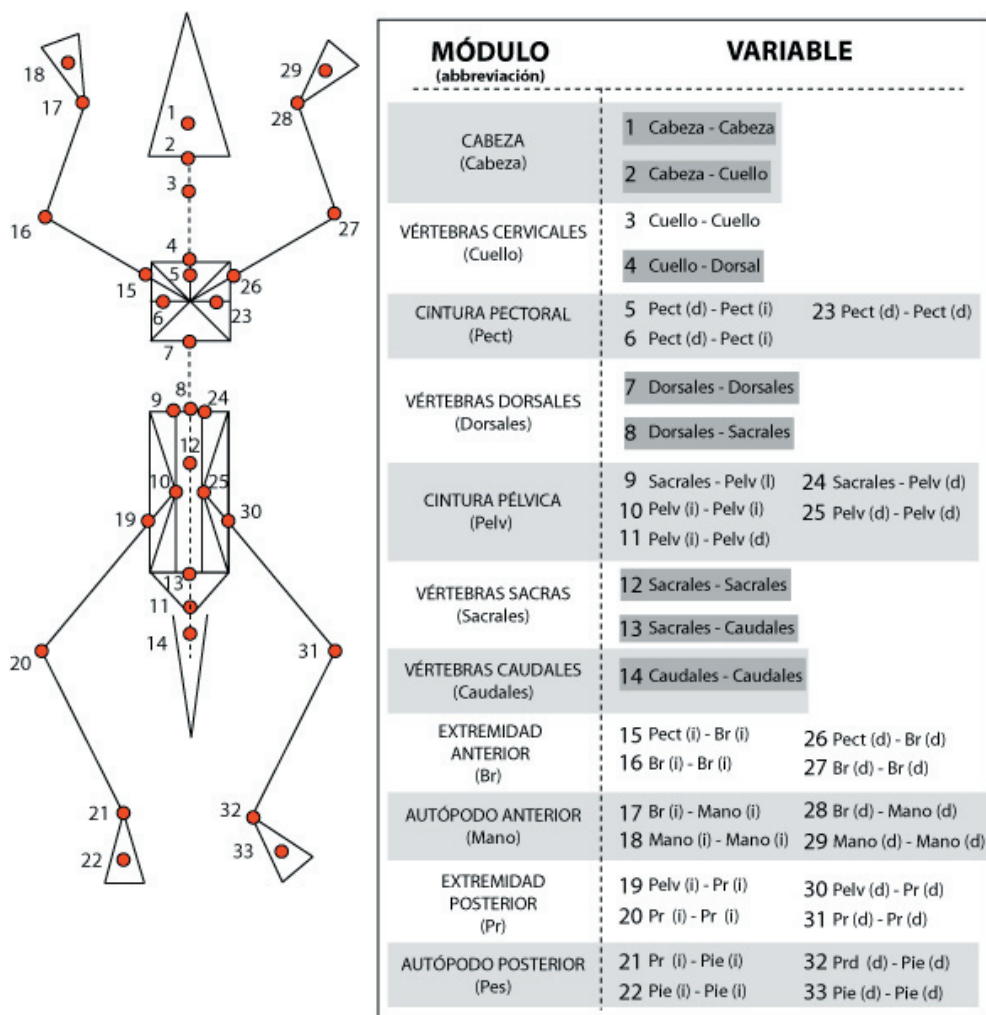


Figura 10. Tetrápodo prototipo. Las variables representan conexiones biológicas (círculos rojos) entre distintos módulos y dentro de cada uno de ellos. Las variables describen la desarticulación individual.

articulación biológica, **Figura 10**). El solapamiento está definido por la presencia de cruzamientos laterales o antero-posteriores de los diferentes módulos entre sí. Todas las posibles combinaciones de solapamiento entre módulos suman un total de 153, que serán las variables que describen el solapamiento. El número de variables que se exploran en el nivel de ausencias significativas se corresponde con el total de los 11 módulos descritos: cabeza o cráneo, vértebras cervicales, cintura pectoral, vértebras dorsales, cintura pélvica, vértebras sacras, extremidades anteriores, autópodo anterior, extremidades posteriores y autópodo posterior. El sentido de explorar las ausencias significativas proviene de la idea de tratar de conocer como la ontogenia puede

afectar al proceso tafonómico, teniendo en cuenta que el patrón de conectividad de cada modulo está igualmente relacionado con la ontogenia y la filogenia (Marugan *et al.*, 2002). Hemos incluido por ello en la muestra ejemplares tanto juveniles como adultos para poder rastrear su comportamiento en la dispersión.

El grado de desarticulación, ausencia significativa de elementos, y grado de solapamiento, han sido codificados como variables binarias discretas en tres matrices de datos independientes (ver **Apéndices 3A, 3B y 3C**). En la codificación binaria de la desarticulación el valor (1) representa el estado “desarticulado”, mientras que el valor (0) representa el estado “articulado”. El solapamiento entre distintos módulos se codifica como (1). Finalmente la ausencia de un módulo se codifica como (1) siempre que más del 50% de los elementos de un módulo se hayan perdido. Cada una de las matrices de dispersión incluyen casos que representan ejemplares ideales caracterizados por estados extremos de desarticulación (Td_{max} , estado de máxima desarticulación) o estados de mínima desarticulación (Td_{min}). Para las variables de solapamiento y ausencia la codificación es similar (To_{max} , To_{min} , Tab_{max} , Tab_{min}).

La hipótesis nula

Es razonable asumir que, en ausencia de ningún sesgo biológico, el proceso bioestratinómico puede estar ligado únicamente a la actuación de los factores ambientales externos. Sin embargo, las propiedades de un organismo provienen de su organización morfológica: a) orden modular de las estructuras; b) proporciones relativas de los elementos; c) grado de conectividad interna que presenta cada módulo; d) número de articulaciones; y e) relación superficie-volumen. Lanzamos entonces la hipótesis de que las fases tempranas del proceso tafonómico (bioestratinomía) podría retener la impronta de los caracteres morfológicos. Para deducir la aparición de sesgo exploramos en primer lugar un espacio teórico de las posiciones de enterramiento con la intención de determinar posibles tendencias dentro de nuestra muestra y buscar posibles correlaciones entre las variables de desarticulación, ausencia y solapamiento. También exploraremos como estas variables se relacionan de una manera lógica en una agrupación secuencial de fenómenos. Acometeremos entonces la búsqueda de cuales son los caracteres morfológicos que limitan el proceso tafonómico.

La muestra

La muestra seleccionada agrupa un total de 122 ejemplares escogidos de fotografías y dibujos publicados en revistas científicas (ver **Apéndice 2**). Toda la muestra se puede agrupar dentro reptiles diápsidos mayoritariamente arcosaurios (Crocodylomorpha, Pterosauria, Dinosauria y Aves). También se han incluido algunos ejemplares de lagartos del grupo de los squamata (en total 8 ejemplares representando a las familias Lacertidae y Varanidae) (ver **Figura 11**). El grupo Aves (Sanz, 1999; Chiappe y Witmer, 2002) está representado por 39 casos: 13 ejemplares pertenecen al grupo Ornithuromorpha representando de este modo a las aves modernas (formas basales como el género *Apsaravis* y órdenes de Neornithes como Charadriiformes, Piciformes, Coraciiformes, Psittaciformes, Ciconiiformes); 7 ejemplares del grupo Archaeopteryx-like donde se recogen la mayoría de los ejemplares del género *Archaeopteryx* (Solnhofen, Alemania) y *Jeholornis prima* (Liaoning, China), *Rahona ostromi* (Cuenca de Mahajanga, Madagascar), y *Sapeornis chaoyangensis* (Liaoning, China); 12 Enantiornithes (Iberomesornis, Noguerornis y géneros de Euenantiornithes como, Eoalulavis, Eocathayornis, Sinornis, Protopteryx y Neuquenornis); 7 ejemplares de la familia Confuciusornithidae (Confuciusornis, Changchengornis y un ejemplar juvenil *Lixiornis delicatus*). El clado Dinosauria está representado por 30 ejemplares: *Lagosuchus talampayensis* (UPLR 09), 12 dinosaurios Ornithischios (Thyreophora, Ceratopsia and Ornithopoda) y 18 dinosaurios Saurischios (Theropoda and Sauropoda). El grupo Crocodylomorpha se completa con 4 casos, recogiendo ejemplares del grupo Neosuchia (MCCM LH-6009, *Atoposaurus oberndorferi*, and *Montsecosuchus depereti*) todos ellos pertenecientes a la familia Atoposauridae. Se ha incluido también una forma relacionada seguramente con cocodrilos neosuchios modernos (MCCM LH 7287), y dos cocodrilos basales, *Crocodrileimus robustus*, y un ejemplar de la familia Atoposauridae (MCCM LH-7991) encontrado en el yacimiento de Las Hoyas. El grupo Pterosauria se encuentra representado por 38 ejemplares: 20 miembros del suborden Rhamphorhynchoidea (incluyendo las familias Dimorphodontidae, Eudimorphodontidae, Rhamphorhynchidae y Anurognathidae) y 16 ejemplares pertenecientes a Pterodactyloidea (Pterodactyloidea, Germanodactylidae and Ctenochasmidae), y dos ejemplares sin clasificar. El tamaño de los ejemplares de la muestra oscila entre los 113,54 mm² en ejemplares juveniles e inmaduros, hasta los 35.860,49 mm² para los ejemplares más grandes de los yacimientos Konservat-Lagerstätten, y hasta los 4,8 x10⁷ mm² calculados para los dinosaurios más grandes.

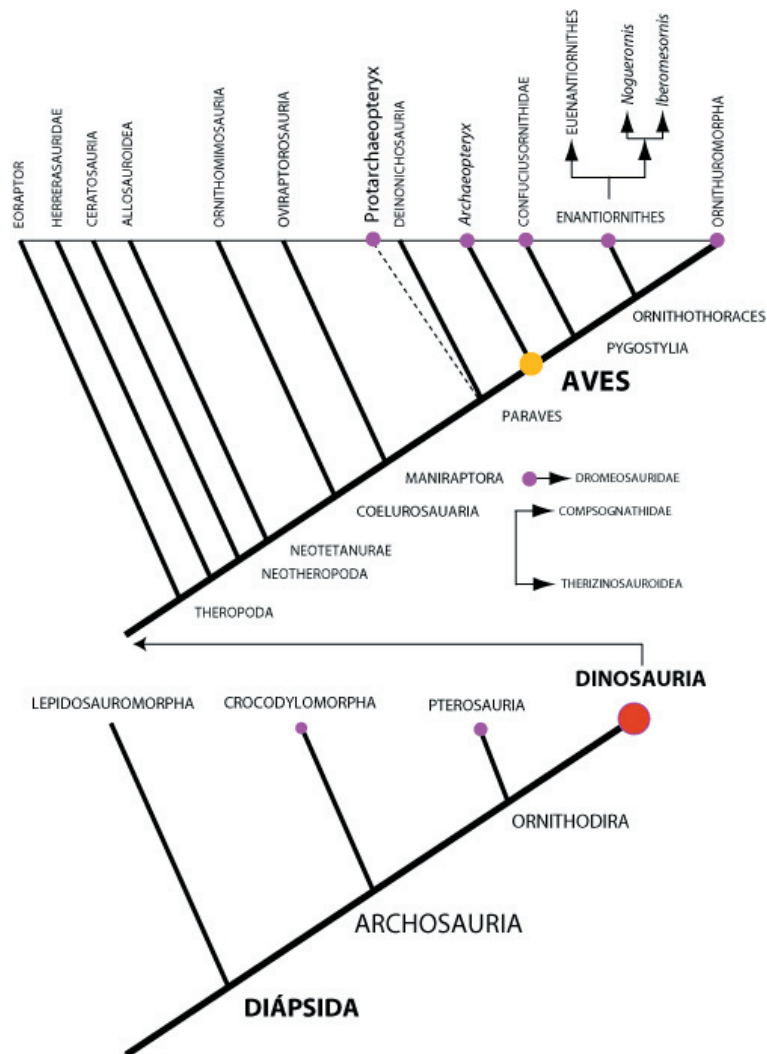


Figura 11. Cladograma de reptiles diápsidos. Hacia la parte superior de la figura se detalla el cladograma del grupo de Arcosaurios. La figura esta basada en los trabajos desarrollados por [Chiappe \(2002\)](#) y [Sanz \(1999\)](#). En el cladograma podemos identificar los grupos donde encontramos nuestros ejemplares, situados próximos al origen del clado aviano. Los géneros de *Archaeopteryx*, así como los de *Confuciusornis*, forman los grupos más basales dentro del clado de las Aves. Inmediatamente por encima se ha definido Enantiornithes, grupo al que pertenecen al menos la mayor parte de las aves fósiles de la península ibérica. Dentro del grupo de las aves modernas, que hemos incluido en Ornithuromorpha ubicamos los ejemplares del yacimiento de Messel y un ejemplar de la Formación Green River.

2.2.1.2 Resultados

Testar la hipótesis nula

Para comprobar la influencia de los factores externos en el presente estudio hemos seleccionado aquellas localidades, que describíamos en el Capítulo 1, y que presentan un número de individuos representativos dentro de la muestra: Solnhofen, Messel, Las Hoyas y la Formación Chamidianzi-Yixian. Estas localidades son reconocidas todas ellas como Konservat-Lagerstätten (Briggs y Crowther, 2001).

Los factores externos (e. g. tasa de sedimentación, naturaleza del sedimento, presencia o ausencia de tapetes algales, pH, anoxia o oxigenación del ambiente, régimen hidrodinámico, etc.) dejan su impronta en los fósiles, diferenciando y agrupando localidades, haciendo que se puedan reconocer entidades registradas con características tafonómicas equivalentes. En la **Tabla 4** se muestra cómo es Solnhofen la única localidad donde los niveles de desarticulación y solapamiento, alcanzados por los ejemplares, difieren del resto de la muestra. Suponemos entonces que esta localidad contribuye a la dispersión de los ejemplares (es decir, porcentajes

| | | Solnhofen (lagoon) | Las Hoyas (lago) | Formación Yixian (lago) |
|-------------------------------|--------------------------|---|--|--|
| Messel (lago) | Desarticulación-Ausencia | $Z_{45} = -0.75$; $p = 0.46$ | $Z_{24} = -1.83$; $p = 0.06$ | $Z_{27} = -1.45$; $p = 0.16$ |
| | Solapamiento | $Z_{45} = -2.16$; $p = 0.03$ | $Z_{24} = -0.66$; $p = 0.53$ | $Z_{27} = -1.69$; $p = 0.09$ |
| Solnhofen (lagoon) | Desarticulación-Ausencia | | $Z_{47} = -3.45$; $p = 0.001$ | $Z_{54} = -2.51$; $p = 0.01$ |
| | Solapamiento | | $Z_{47} = -2.78$; $p = 0.005$ | $Z_{54} = -4.19$; $p < 0.01$ |
| Las Hoyas (lago) | Desarticulación-Ausencia | | | $Z_{33} = -0.29$; $p = 0.78$ |
| | Solapamiento | | | $Z_{33} = -0.18$; $p = 0.87$ |

Tabla 4. Comparación dos a dos entre los valores de dispersión en los diferentes yacimientos. Los valores representan el análisis estadístico no paramétrico para la comparación de medias en dos muestras independientes (el test Kolmogorov-Smirnov es equivalente a la prueba de la “t” en tests paramétricos) para los porcentajes de desarticulación-ausencia y solapamiento. Las medias son significativamente diferentes para valores de $p < 0.05$.

de desarticulación, ausencia y solapamiento) de manera global debido a su dinámica sedimentaria. En la **Figura 12A y B** se distribuyen los fósiles por localidades. El rango de variación de la variable Desarticulación-Ausencia (**Figura 12A**) es similar en las localidades analizadas. El porcentaje de desarticulación incluye todos los valores, siendo estos más compactos en Solnhofen (valores entre 0 - 40 %, con la

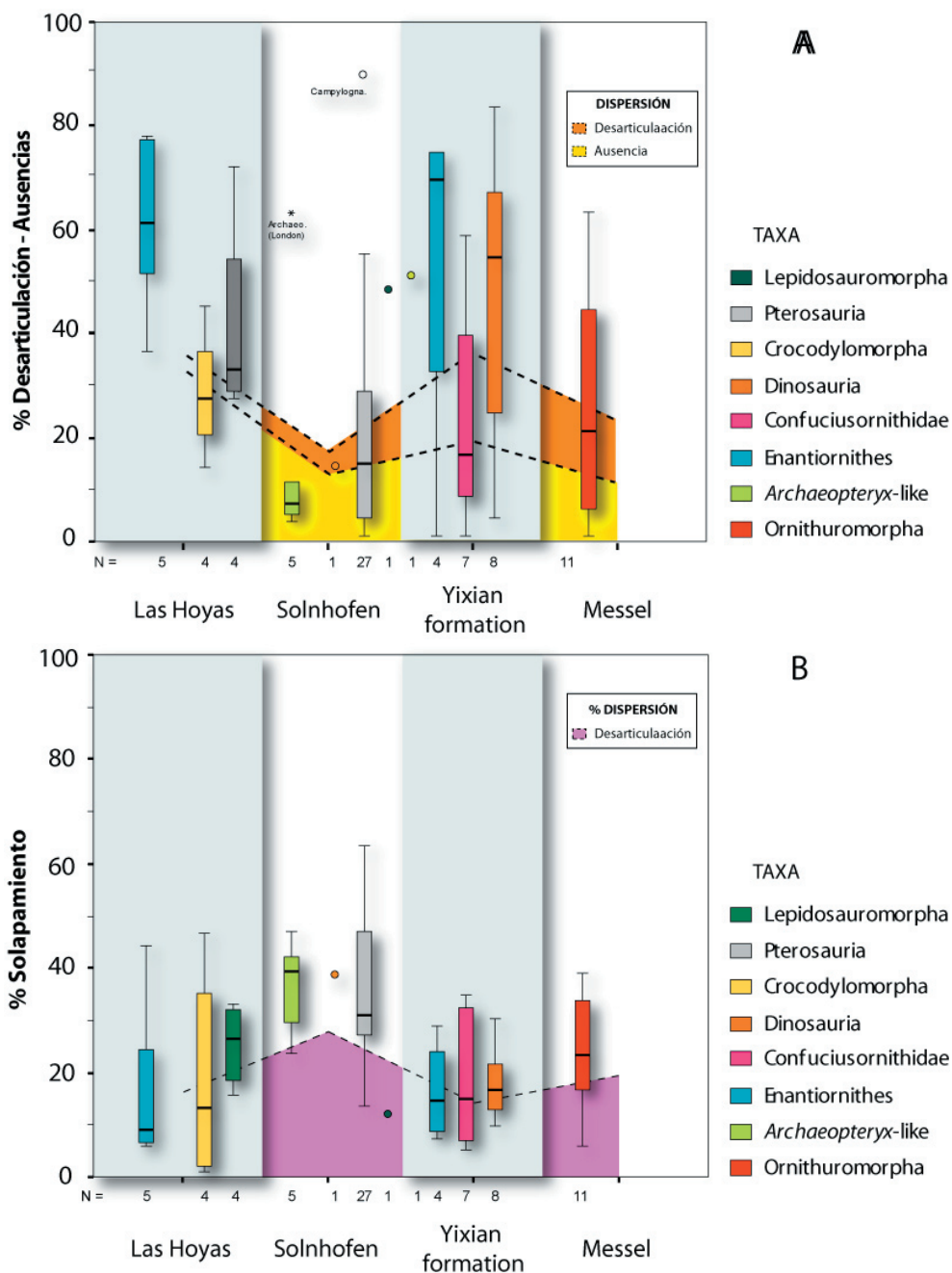


Figura 12. Representación de los porcentajes medios de A) desarticulación-ausencia, y B) solapamiento, en los ejemplares de Messel (Eoceno), Solnhofen (Jurásico Superior), Las Hoyas (Cretácico Inferior) y la formación Chamidianzi-Yixian (Cretácico Inferior).

excepción de algunos pterosaurios y un ejemplar de *Archaeopteryx*). La variable solapamiento (**Figura 12B**) está siempre por debajo del 50% en todas las localidades excepto en Solnhofen donde supera este umbral.

Tafoespacio: disposición del cuerpo en el enterramiento

Analizamos la disposición del cuerpo después del enterramiento utilizando un espacio combinatorio (tafoespacio) para poder encontrar las situaciones teóricas posibles (**Figura 13**). Con la finalidad de simplificar, hemos usado tres módulos anatómicos principales (cabeza, módulo locomotor anterior y el posteriores) para describir las posiciones de enterramiento. Se ha considerado que cada uno de los ejemplares puede estar orientado de perfil (decúbito lateral izquierdo o derecho) o bien tumbado (dorsal o ventralmente). Además, debe tenerse en cuenta el grado de solapamiento por ejemplo en los módulos locomotores (zeugópodos anterior y posterior). Las diez unidades resultantes de esta combinatoria (ver unidades modulares en la **Figura 13**) generan un total de 50 posiciones de enterramientos (tafotipos) con sentido biológico (ver gráfico central de la **Figura 13**). El Tafoespacio tiene dos ejes principales: uno horizontal que representa el grado de desarticulación-ausencia (ver relación entre variables de dispersión), y uno vertical donde se describe la variación en el grado de solapamiento. De manera general el tafoespacio teórico presenta un 30% de ocupación cuando la muestra empírica es representada (cada color representa un grupo taxonómico). Los tafotipos no coloreados representan estados de dispersión poco frecuentes o inexistentes en la muestra seleccionada. Podemos decir que el tafoespacio está sesgado, especialmente con respecto a la presencia o ausencia de cráneo. El cráneo recurrentemente ha desaparecido, especialmente en reptiles voladores. Parece existir una gran mayor pérdida de cráneo en las posiciones laterales con respecto a las ventro-dorsales. Podría ser que el cráneo sea el primer módulo en desarticularse tal y como se puede deducir de la interacción presencia-ausencia de los módulos. Las posiciones laterales y dorso-ventrales en las que el cráneo no está presente mantienen la articulación entre las extremidades anteriores y posteriores, y no parece posible la combinación existencia de cráneo y ausencia de apéndices locomotores. Podemos destacar tres casos particulares (resaltados con los números del 1 al 3 en la **Figura 13**) que se han resaltado en el tafoespacio teórico. Estos casos representan posiciones no naturales relacionadas con un posible sesgo debido a la praxis paleontológica durante su extracción en el yacimiento (ver **Figuras 13 y 14**).

El tafoespacio se encuentra ocupado de manera diferencial por los distintos

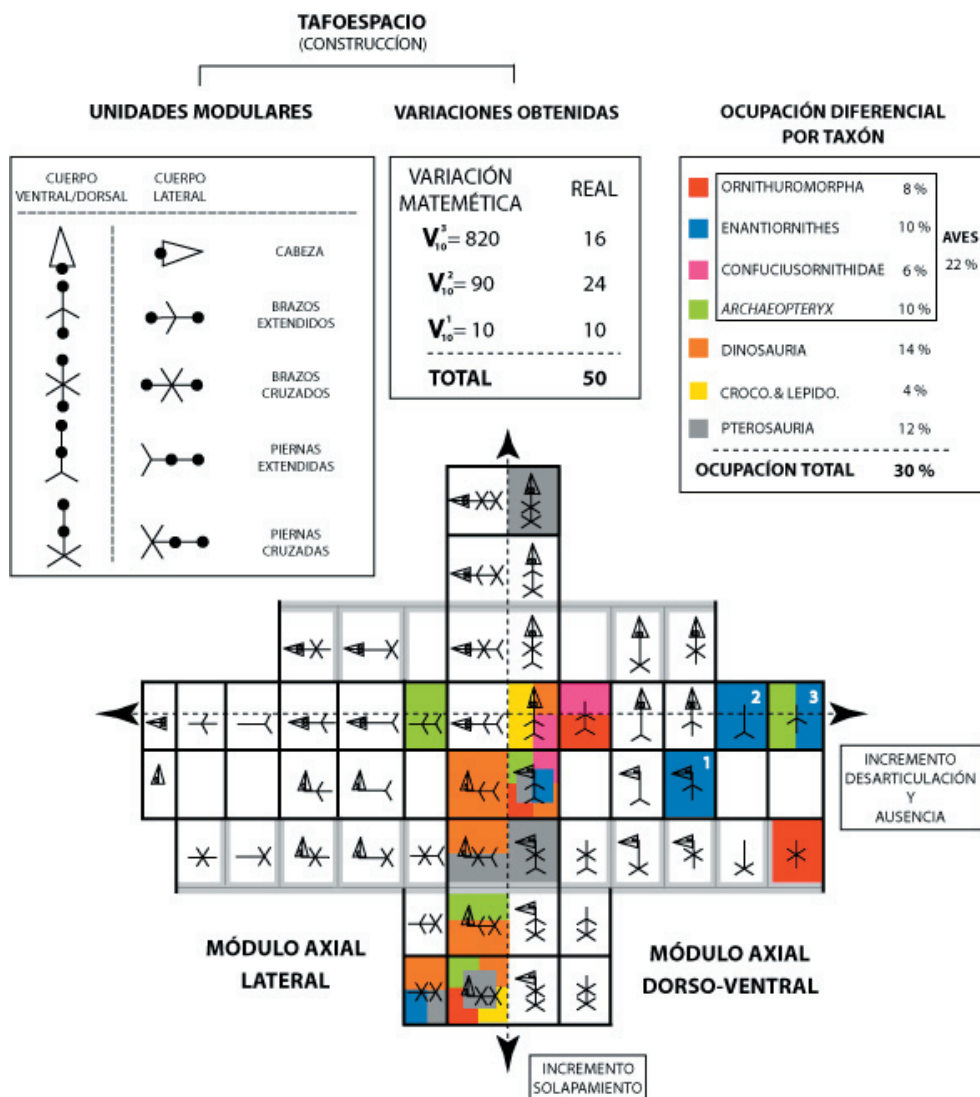


Figura 13. Tafoespacio teórico. En la parte izquierda se representan las unidades modulares utilizadas para construir el tafoespacio, y las variaciones matemáticas utilizadas en su construcción. La representación del tafoespacio combina datos de desarticulación-ausencia, y solapamiento. Las líneas grises representan zonas donde no existe incremento de solapamiento, y las casillas de tafotipos no coloreadas representan configuraciones no existentes en la muestra empleada. En la parte superior derecha se muestra la guía de colores que identifican a cada uno de los grupos taxonómicos representados. Sobre el tafoespacio se ha representado mediante la agrupación de distintos colores los lugares que cada uno de los taxones ocupa diferencialmente. Las casillas 1, 2, y 3 representan ejemplares incompletos o en los que la praxis paleontológica ha introducido alguna variación. Estos ejemplares son especímenes ex situ, y/o placas no completas (*Eoalulavis hoyasi*, Sanz *et al.*, 1996; *Noguerornis gonzalezi*, Lacasa, 1986; *Eocathayonis walkeri*, Zhou, 2002). Esto introduce un sesgo inesperado en la muestra de Enantiornithes donde se alcanzan valores extremadamente altos de desarticulación-ausencia. (ver Figura 14)

taxa que componen la muestra seleccionada: Aves (22%): Ornithuromorpha (8%), Enantiornithes (10%), Confuciusornithidae (6%) y formas tipo Archaeopteryx-like (10%); Dinosauria (14%); Pterosauria (12%); y Crocodylomorpha mas Lepidosauromorpha (4%). Es de particular significación que el valor del último grupo es muy bajo. Eso es debido a que es el más pobremente representado en la muestra. Los organismos voladores (pterosaurios + aves de vuelo activo) adoptan una amplia variedad de posiciones de enterramiento en comparación con los organismos no voladores (Dinosauria + Aves basales). El punto crucial de la evaluación de la ocupación del tafoespacio es averiguar si los grupos biológicos siguen algún patrón en la posición de enterramiento. Usando un análisis de correspondencia se ha testado la significación de ambas posibilidades en la posición de enterramiento (lateral, y dorso-ventral, $\chi^2_8 = 18.09$; $p = 0.021$, ver **Tabla 5**). El grupo Dinosauria y los ejemplares basales de Aves (formas *Archaeopteryx*-like) están estrechamente vinculado con las posiciones laterales de enterramiento manteniendo las extremidades anteriores y posteriores cruzadas Por otra parte, Pterosauria y Ornithuromorpha no muestran ninguna preferencia significativa al respecto, mientras que si lo hace el grupo de las Enantiornithes adoptando preferencialmente posiciones de enterramiento dorso-ventrales frente a las laterales.

| Taxón | Posición Dorso-ventral | Posición Lateral | Numero de ejemplares |
|----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| Ornithuromorpha | 7 | 6 | 13 |
| <i>Archaeopteryx</i>-like | 1 | 6 | 7 |
| Enantiornithes | 8 | 4 | 12 |
| Confuciusornithidae | 7 | 0 | 7 |
| Dinosauria | 9 | 21 | 30 |
| Crocodylomorpha | 5 | 2 | 7 |
| Pterosauria | 18 | 20 | 38 |
| Lepidosauromorpha | 6 | 2 | 8 |
| Number of individuals | 61 | 61 | 122 |

Tabla 5. Representación de los datos obtenidos en el análisis de correspondencia entre los diferentes taxones y las posiciones de enterramiento representada en cada ejemplar. El test estadístico no paramétrico de Chi-cuadrado muestra que las diferencias entre las posiciones dorso-ventrales y laterales son significativos ($\chi^2_8 = 18.086$; $p = 0.021$).

Relación entre Variables de dispersión

Para describir el comportamiento de cada grupo taxonómico con respecto a las variables de desarticulación, ausencia y solapamiento, se realiza un cluster análisis con cada una de las matrices de datos binarios obtenidos de la descripción de los ejemplares de la muestra. Obtenemos de esta manera una matriz simétrica de distancias que relaciona a todos los ejemplares de la muestra incluyendo a los ejemplares teóricos descritos en el apartado de metodología. Las estimaciones de los porcentajes de desarticulación, ausencia y solapamiento se obtienen utilizando el programa PAST (Harper, 2003). Al examinar la correlación entre los datos de desarticulación y ausencia observamos que mantienen una correlación significativa y en sentido positivo (correlaciones no paramétricas, Rho de Spearman para un total de 122 ejemplares; $t = 16.94$, $r = 0.840$, $p < 0.01$, **Tabla 6**). Esto sugiere de alguna manera que la ausencia de un elemento está directamente relacionada con su previa desarticulación. Esto se hace extremadamente significativo en las unidades modulares terminales como el cráneo y los autópodos. Por otro lado, pueden existir elementos desarticulados que no tienen porque estar ausente. En la **Figura 14** se muestra un gráfico bivalente donde se examina la relación entre solapamiento y desarticulación-ausencia (valores calculados utilizando ambas matrices a la vez). En conjunto, a pesar de que la

| TAXÓN | Correlaciones no paramétricas Solapamiento / Desarticulación- Ausencia | | | | |
|-------------------------------|---|---------------------------------------|--------------|------------------|---------------------------|
| | N | Coefficiente de correlación (R^2) | t | p | Pendiente de la tendencia |
| Ornithuromorpha | 13 | 0.84 | -5.03 | < 0.01 | — |
| <i>Archaeopteryx-like</i> | 7 | 0.61 | -1.1 | 0.15 | — |
| Enantiornithes | 12 | 0.32 | -1.07 | 0.31 | — |
| Confuciusornithidae | 7 | 0.89 | 4.43 | <0.01 | + |
| Dinosauria | 30 | 0.37 | -2.08 | 0.05 | — |
| Crocodylomorpha | 7 | 0.34 | -0.81 | 0.45 | — |
| Pterosauria | 38 | 0.26 | -1.61 | 0.12 | — |
| Lepidosauromorpha | 8 | 0.71 | -2.50 | 0.04 | — |
| Lateral position | 61 | 0.51 | -4.54 | < 0.01 | — |
| Dorso-ventral position | 61 | 0.15 | -1.15 | 0.25 | — |
| Total population | 122 | 0.35 | | < 0.01 | — |

Tabla 6. Correlaciones no paramétricas en los distintos grupos taxonómicos de la muestra, para las variables solapamiento, desarticulación, y ausencia.. Las aves modernas (Ornithuromorpha), el grupo denominado Confuciusornithidae y el grupo Dinosauria presentan particularidades significativas (resaltadas en negrita).

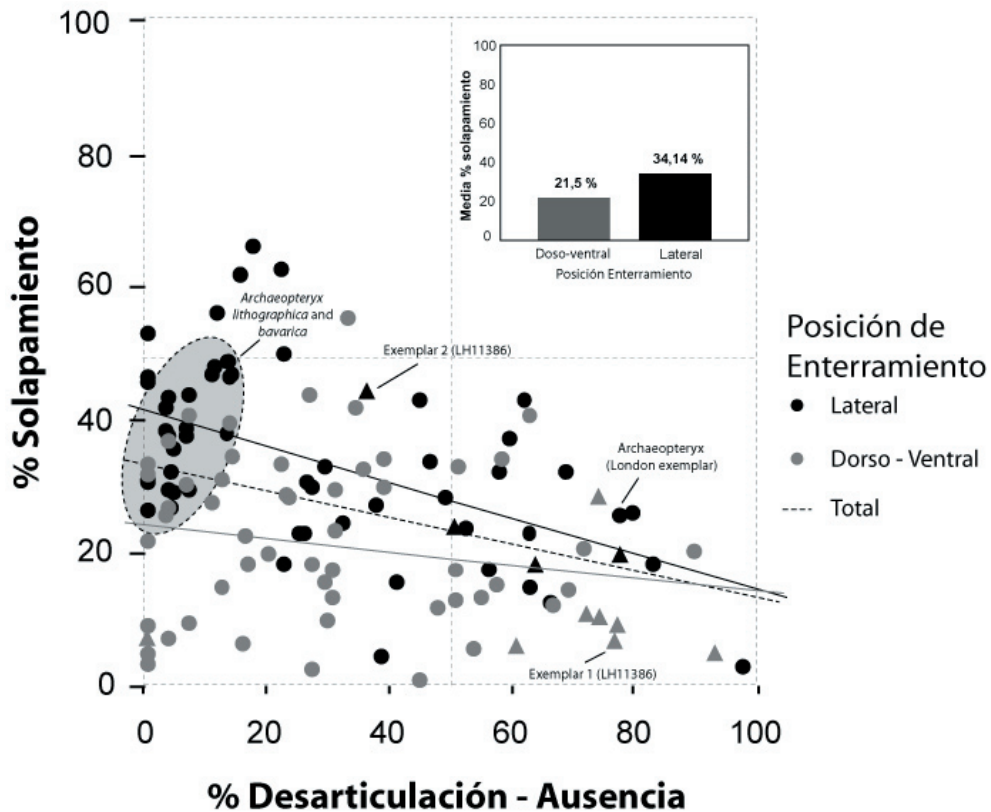


Figura 14. Tafoespacio empírico. Relación entre desarticulación-ausencia y el solapamiento. La muestra sigue una tendencia general donde estas dos variables se relacionan con pendiente negativa. En el recuadro situado en la parte superior derecha se observa como el solapamiento está mucho más ligado a las posiciones laterales que a las ventro-dorsales. Todos los ejemplares del género *Archaeopteryx* se concentran en la zona de máximo solapamiento y mínima desarticulación excepto el ejemplar de Londres. Los ejemplares 1 y 2 (LH11386) son un caso excepcional dentro de la muestra de Enantiornithes. Ambos ejemplares con distintas estas de dispersión aparecieron asociados con restos de de otros ejemplares arcosaurios no identificados hasta el momento (Sanz et al., 2001). El Ejemplar 2 (LH1386) muestra un extremo estado de solapamiento asociado a una baja desarticulación (ver detalle en tafoespacio empírico). Por el contrario, el Ejemplar 1 (LH11386, de la misma placa) presenta grandes valores de desarticulación-ausencia. La asociación en sí misma evidencia que ambos ejemplares fueron producidos bajo diferentes condiciones bioestratigráficas, y no en el mismo evento (la asociación se ha interpretado como el resultado de una acumulación de origen biológico, egagrópila de dinosaurio).

correlación es pequeña (Rho de Spearman; $r = -0.35$, $p < 0.01$), el análisis confirma la dependencia entre las dos variables (ver **Tabla 6**). El total de la muestra sigue una tendencia negativa asociando el solapamiento a la desarticulación. En la **Tabla 6** se incluyen las correlaciones de cada uno de los taxones que componen la muestra. Se han localizado patrones significativos en Ornithuromorpha y Confuciusornithidae. En particular, el presentado por los ejemplares de Confuciusornithidae presenta

una relación positiva entre solapamiento y desarticulación. Como se ha explicado anteriormente hemos caracterizado la muestra en dos grupos, posiciones laterales y dorso-ventrales de enterramiento. Parece ser que solamente el grupo de ejemplares con posiciones de enterramiento laterales presenta un patrón significativo en la relación de las dos variables, mientras que las posiciones dorso-ventrales no parecen seguir esta tendencia. El solapamiento y la desarticulación no presentan correlación en los ejemplares con posiciones dorso-ventrales. En las configuraciones laterales la pendiente de la tendencia es significativamente negativa (**Figura 13 y Tabla 6**) y en ella se observa que un porcentaje elevado de solapamiento esta relacionado con un alto grado de articulación y de integridad, es decir bajo grado de desarticulación. Parece ser que las posiciones laterales previenen la dispersión de elementos durante la fase bioestratinómica. Además, el porcentaje de solapamiento en las posiciones laterales de enterramiento es significativamente más alto que en las posiciones dorso-ventrales (ver **Tabla 7** y recuadro en la parte superior derecha de la **Figura 14**). Este último resultado introduce una discordancia con las secuencias de desarticulación exploradas (ver secuencias de desarticulación más adelante). Finalmente, se ha comprobado si el tamaño de los ejemplares puede estar introduciendo algún tipo de ruido en los resultados. En la **Tabla 7** se muestra el área media ocupada por cada espécimen (ver **Apéndice 2**) y estas no difieren significativamente entre ejemplares expuestos lateral de los expuestos dorso-ventralmente (Kolmogorov-Smirnov para dos muestras independientes; $Z_{122} = -0.99$, $p = 0.32$).

Secuencias de desarticulación

Se han detectado patrones comunes a la hora de describir la secuencia de desarticulación. Se han obtenido las secuencias desarticulación de manera general para todos los Diapsida de la muestra, y de manera particular para el grupo Aves, Pterosauria, y dinosaurios no avianos. Además, se han comparado los resultados con aquellas secuencias de desarticulación obtenidas en otros trabajos científicos a través de la experimentación actuo-tafonómica desarrollada en mamíferos y aves ([Hill, 1979](#); [Schäfer, 1972](#); [Davis y Briggs, 1998](#)). La secuencia general de Diapsida obtenida pone en evidencia como el proceso de desarticulación sigue una organización modular (ver **Figura 15A**), en vez de ser un proceso azaroso. Se reconocen cuatro unidades principales en la desconexión: cintura pélvica y caja torácica incluyendo vértebras dorsales, cráneo y vértebras cervicales, extremidades posteriores, y cintura pectoral incluyendo extremidades anteriores. La **Figura 15A** muestra cual es la dirección de desarticulación: cintura pectoral, extremidades anteriores, extremidades posteriores y

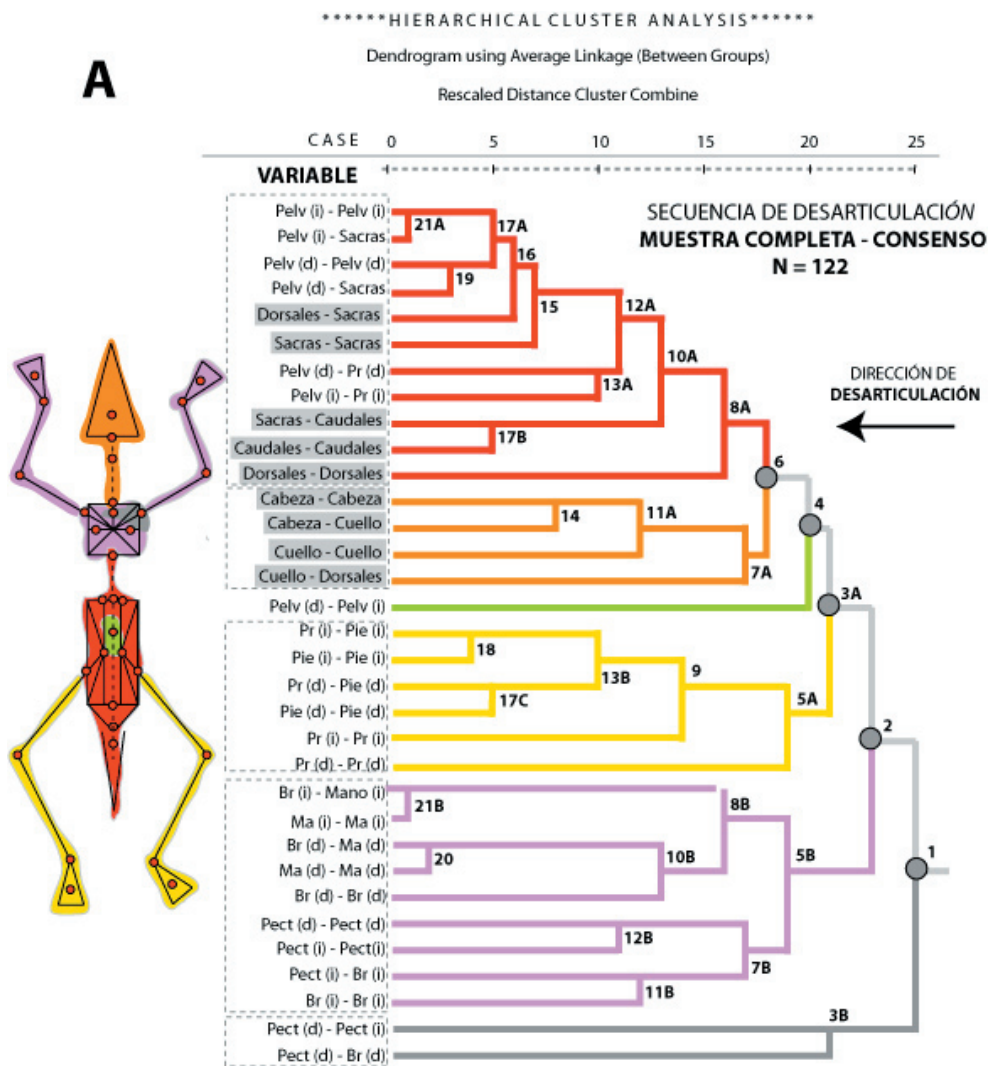


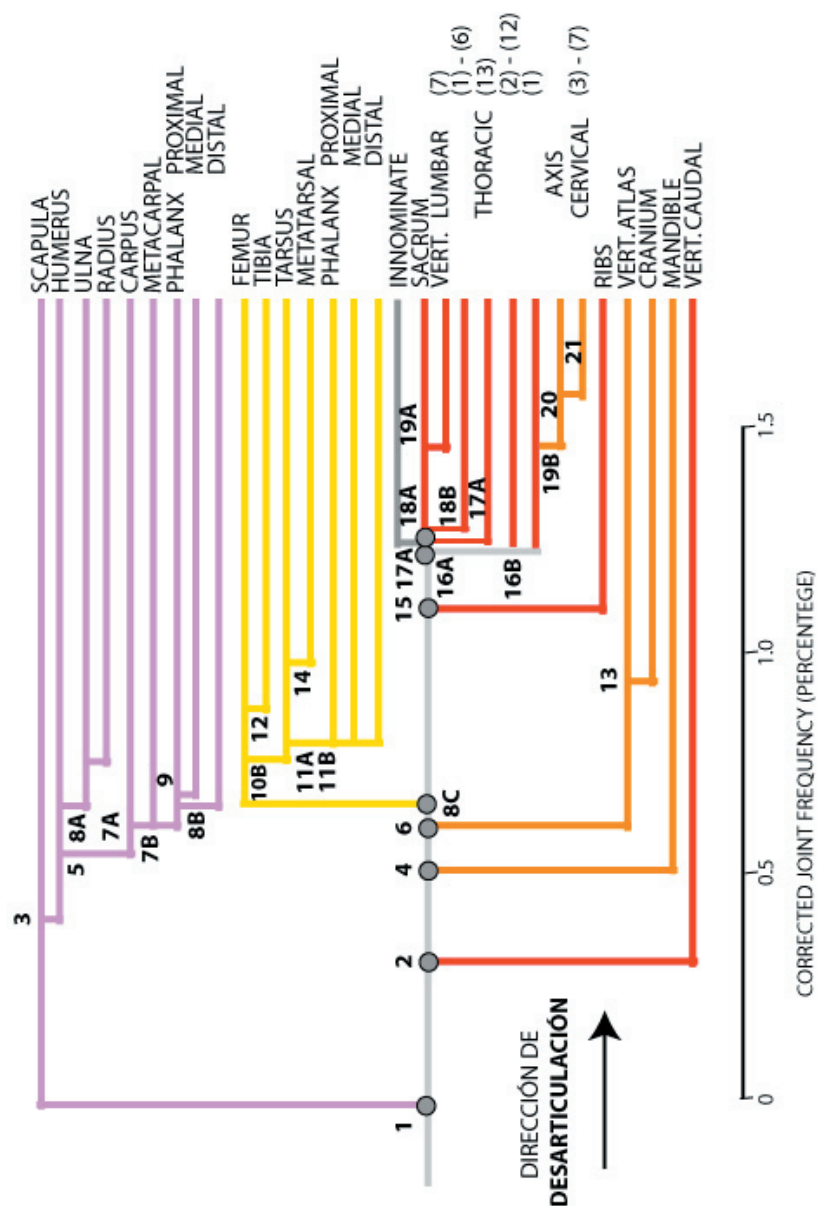
Figura 15. Secuencias de desarticulación. A) Secuencia de desarticulación consenso para todos los ejemplares de la muestra (n = 122). B) Secuencia de desarticulación propuesta por Hill (1979) para carcasas de bóvidos africanos (*Damaliscus korrigum*) en el lago Turcana (Kenia). En este caso n = 1115 (articulaciones por unidad de área). C) Secuencia de desarticulación en ejemplares son posiciones laterales de enterramiento. En todas las secuencias se puede observar claramente el patrón modular de la desarticulación. Se reconocen cuatro grandes unidades dentro de este patrón: cintura pélvica y caja torácica (incluyendo vértebras dorsales), cabeza más vértebras cervicales (cuello), extremidades posteriores, y cintura pectoral incluyendo extremidades anteriores.

B

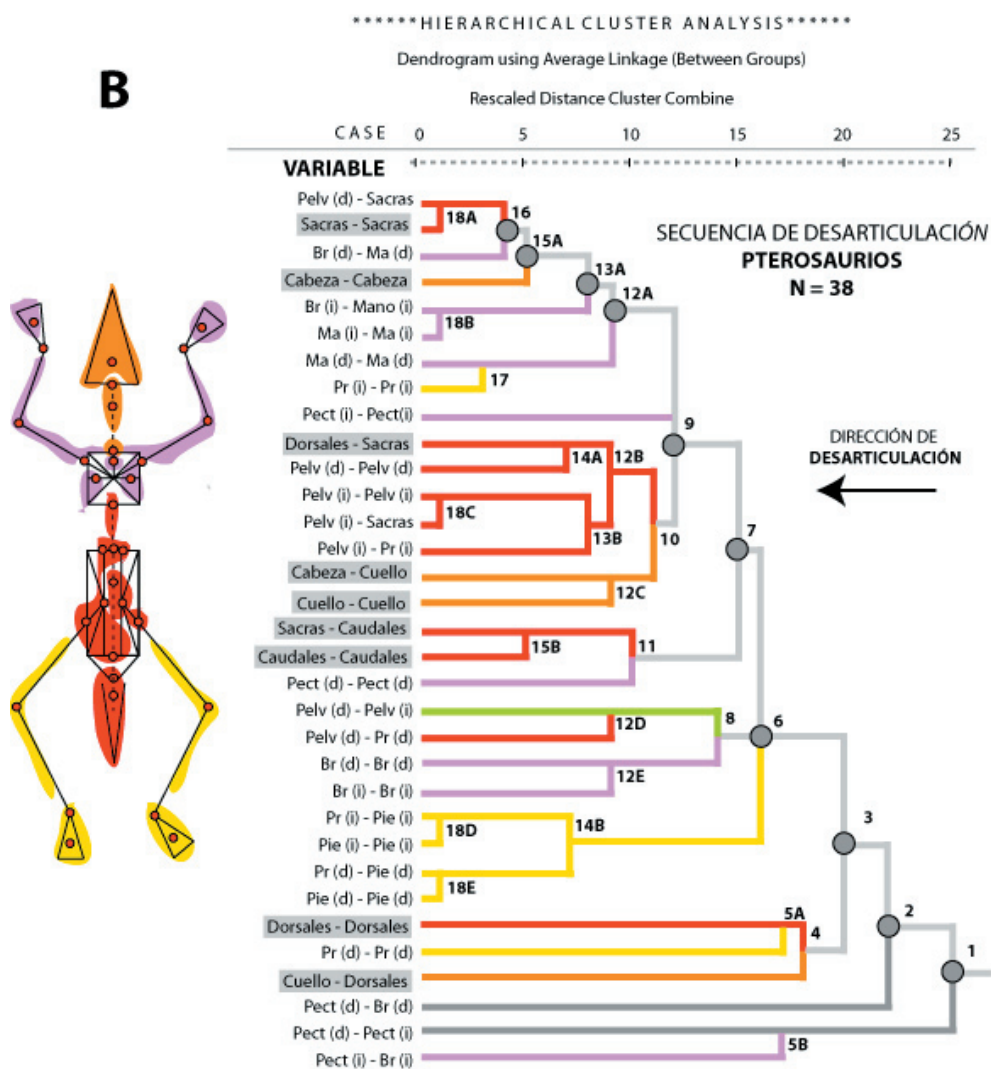
MAMMAL DISARTICULATION AND SCATTERING

HILL, A. 1979

MODEL OF *Damaliscus korrigum* DISARTICULATION
N = total number of intact joints in the whole assemblage (1105)



columna vertebral incluyendo vértebras cervicales y cráneo. A pesar del gran número de lugares sin cráneo que se pueden encontrar en el tafoespacio, la secuencia de desarticulación muestra como el cráneo no se encuentra entre las primeras unidades en desarticularse. El eje axial del cuerpo comienza a desarticularse por el cráneo hacia las vértebras caudales después de que las dos mitades de la cintura pélvica se desliguen del eje principal. Esta secuencia debe compararse con la propuesta por Hill (1979) extraída del análisis del bóvido africano *Damaliscus korrigum*. Hill localiza un número similar de unidades siguiendo un patrón similar de desconexión (ver **Figura 15B**). En la **Figura 15** también se incluye la secuencia de desarticulación de los ejemplares en posición lateral (tendencia significativa reconocida, ver **Tabla 5 y 6**) como son por ejemplo los ejemplares del género *Archaeopteryx* y los dinosaurios no avianos (**Figura 15C**). La desarticulación en este grupo sigue un patrón no muy diferente de general descrito para Diapsida. Los resultados también muestran como la secuencia en mamíferos es muy es de características muy semejantes. Las secuencias obtenidas para los arcosaurios voladores: Aves (*Ornithuromorpha*, *Archaeopteryx*, *Enantiornithes* and *Confuciusornithidae*), y Pterosauria, se muestran en la **Figura 16A y B**. Los pterosaurios no parecen presentar un patrón evidente en el proceso de desarticulación (**Figura 16B**). Sin embargo, la secuencia obtenida para el grupo Aves (**Figura 16A**) presenta variaciones significativas con respecto a la secuencia general de Diapsida. El aspecto más relevante que introduce como variación el grupo Aves es la asociación existente entre la desconexión de la parte anterior del cuerpo (caja torácica, vértebras cervicales y cráneo) y las extremidades anteriores. Por otro lado, las extremidades posteriores vinculan su desarticulación a la de la parte posterior del cuerpo y las caderas. Esta novedad se fundamenta en el desarrollo del aparato locomotor anterior como aparato volador incrementando su musculatura y anclajes dentro de la cintura pectoral (Sanz, 1999).



2.2.2 **Discusión**

La muestra incluye individuos producidos en diferentes Konservat lagerstätten (ver **Apéndice 2**): Las Hoyas, P. Ibérica (Sanz *et al.*, 1988, Martínez-Delclós, 1991, Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995); Formación Chamidianzi-Yixian, China (Zhou *et al.*, 2003); Solnhofen, Alemania (Davis, 1996); Messel, Alemania (Briggs y Crowther, 2001). Los ejemplares muestreados fueron producidos bajo condiciones ambientales y tafonómicas diferentes; no obstante, todos ellos comparten un alto grado de integridad que nos permite inferir que la fase diagenética no ha contribuido al aumento en la dispersión de sus elementos (algunos ejemplares presentan impresiones de tejidos blandos como tegumentos, plumas, o escamas). En el presente trabajo proponemos criterios paleobiológicos para comprender la dispersión de los restos esqueléticos en fósiles que fueron enterrados rápidamente durante su fase bioestratinómica.

Las variables, codificadas usando estados discretos (datos binarios codificados en presente ausente), han proporcionado un camino simple para estudiar la desarticulación, ausencia y solapamiento de las unidades esqueléticas (ver **Apéndice 3A, B y C**). Durante la toma de datos algunas desarticulaciones no eran del todo evidentes. Estas situaciones de ambigüedad a la hora de otorgar uno u otro valor fueron resueltas otorgando el valor de (1) cuando la articulación biológica no era evidente o los huesos implicados estaban ligeramente desligados. El tafoespacio teórico y el empírico muestran que la variabilidad de los factores de dispersión tafonómica está también restringida por las características morfológicas que muestran los ejemplares de cada taxón y por la posición de enterramiento de los mismos (**Figura 13 y 9**). Las características morfológicas se refieren a la organización del organismo como un compendio de de analogías morfológicas o planes corporales particulares (apomorfias). La morfología condiciona las posibles tendencias encontradas dentro de las posiciones de enterramiento o en las secuencias de desarticulación. La muestra total sigue un patrón general de correlación negativa entre la desarticulación-ausencia y el solapamiento. Debemos enfatizar que el test no paramétrico confirma que esta tendencia es particularmente significativa en los tafotipos con posición de enterramiento lateral (ver **Tabla 3**). Ambas variables parecen no están relacionas con un determinado tamaño de ejemplar (calculado a través del área que cada ejemplar ocupa en su posición de enterramiento). Solamente la variable ausencia parece correlacionar sus valores más altos con los ejemplares de mayor talla (correlación no paramétrica de Spearman; $r = -2.66$; $p = 0.009$), es decir cuanto mayor sean los elementos modulares de un organismo más difícil resultará dispersarlos.

La secuencia de desarticulación en dinosaurios y aves basales coincide en su mayoría con la propuesta para mamíferos (bóvidos) por Hill en 1979 (**Figura 17B**). Las similitudes se pueden resumir en tres grandes implicaciones. En primer lugar, las secuencias de desarticulación son análogas excepto por la desconexión del cráneo y las vértebras cervicales que se sitúan en distintos módulos de desconexión en ambas secuencias (**Figura 15C**). Las vértebras cervicales se desarticulan primero (desconexión 15, **Figura 14C**) y luego lo hace el complejo atlas-axis y por último el cráneo (desconexión 12, **Figura 14C**). En segundo lugar, se debe resaltar que las posiciones laterales de enterramiento en ambos grupos (dinosaurios + *Archaeopteryx*-like y bóvidos) prevalecen ante las dorso-ventrales. Sospechamos que esto este estrechamente relacionado con analogías morfológicas como pueden ser las proporciones entre extremidades, el número de conexiones anatómicas entre distintos módulos. Posiblemente las diferencias encontradas en la desconexión del cráneo y vértebras cervicales estén relacionadas con las diferencias en los anclajes musculares de la zona del cuello entre los mamíferos y dinosaurios cuadrúpedos. Esta hipótesis debe será analizada en futuros trabajos. En tercer lugar, es llamativo que la actuotafonomía, o análisis en ejemplares actuales, ofrezcan resultados similares a los obtenidos del análisis en el registro fósil, es decir, el actualismo es perfectamente aplicable. Por otro lado, los pterosaurios y las aves (arcosaurios de vuelo activo) no presentan una preferencia especial por algún tipo de posición de enterramiento. Ambos grupos presentan porcentajes equivalentes de ejemplares en posición lateral y dorso-ventral (**Tabla 5**). Dentro de Aves existen tendencias significativas que presentan modelos lineales de regresión altamente significativos (ver **Tabla 6**); Ornithuromorpha ($t_{13} = -5.03$; $p = 0.01$; $r = 0.84$), y Confuciusornithidae ($t_7 = 4.43$; $p < 0.01$; $r = 0.89$). La ambivalencia en la posición de enterramiento en Aves y Pterosauria esta asociada con su singular desarticulación, que en ambos casos diverge de la secuencia general para diápsidos. Las secuencias de desarticulación de Aves y Pterosauria (**Figura 16A y B**) presentan patrones únicos dentro de la muestra y las dos secuencias se diferencian claramente una de otra. Dentro de la secuencia de desarticulación del grupo Aves podemos destacar singularidades relevantes como la estrecha relación existente entre la desarticulación de la cintura pectoral y las extremidades anteriores con las vértebras cervicales, el cráneo y las vértebras dorsales. Esto nos sugiere que la parte anterior del módulo axial está estrechamente relacionada con la cintura pectoral destacándose de esta manera los caracteres morfológicos asociados con el aparato volador (Sanz, 1999). Por otro lado, los pterosaurios muestran un patrón de desarticulación común predominado evidentemente por la desarticulación de la

extremidad anterior de la cintura pectoral (comparar **Figuras 16A y 16B**). En Aves la desarticulación de la extremidad anterior tiene lugar en la desconexión 11 y 13, mientras que en Pterosauria ocurre en la desconexión 1 y 2. Este patrón se relaciona de una manera directa con típica organización morfológica de los pterosaurios: 1) presencia de “pteroid” (hueso extra de que soporta la membrana anterior de vuelo; 2) la existencia del “patagio” que mantiene los huesos de las extremidades anteriores y posteriores estrechamente unidos. Este segundo carácter morfológico es el reflejo de un fuerte condicionante filogenético que proyecta la condición primitiva presente en el grupo Rhamphorhynchoidea. La desarticulación del grupo de los pterosaurios se caracteriza también por la ausencia del régimen modular dentro del proceso de desarticulación descrito en Dinosauria, Mamíferos y Aves. Finalmente, el último grupo del que hemos analizado la secuencia de desarticulación está representado por cocodrilos y lagartos que están representados por unos pocos ejemplares dentro de la muestra. La mayoría de ellos ocupan posiciones dorso-ventrales dentro del tafoespacio y normalmente mantienen rectas su extremidades (ver Tafoespacio, **Figura 14**). El grupo Crocodylomorpha presenta un módulo axial mucho más compacto debida a su armadura dérmica, que seguramente limite el número de posibles configuraciones a la hora de enterrarse. Sin embargo, los taxa basales (LH-13777, un ejemplar del grupo Gobiosuchidae encontrado en el yacimiento de Las Hoyas) se caracterizan por tener reducida esta armadura ósea ocupando posiciones diferentes dentro del tafoespacio. Para ser un poco más precisos este ejemplar se sitúa dentro del tafoespacio cercano al grupo de dinosaurios y aves basales (*Archaeopteryx*).

Las posiciones laterales favorecen el solapamiento de las unidades anatómicas (extremidades), que por otro lado previene la desarticulación y la ausencia de elementos óseos (zona circular resaltada en **Figura 14**). Las posiciones dorso-ventrales por el contrario no favorecen el solapamiento. En general, el tafotipo dorso-ventral presenta bajos valores de solapamiento y un amplio abanico de valores desarticulación-ausencia. Cuando el solapamiento se incrementa en posiciones dorso-ventrales debe existir un elevado grado de desarticulación-ausencia (p. ej. grupo Confuciusornithidae).

Los resultados muestran que la dispersión tiene un componente biológico (ver **Figura 13**, y secuencias de desarticulación en **Figuras 15-16**). El patrón de desconexión está íntimamente relacionado con la pérdida de volumen en la carcasa (efecto de la carga litostática). Las desconexiones resaltadas en color gris en cada una de las secuencias mostradas (**Figura 15 y 16**), describen la relación entre las unidades morfológicas (i. e. cráneo, tórax y pelvis) a lo largo del módulo axial. Estas

unidades representan los puntos de mayor volumen dentro de la carcasa, es decir, se relacionan con los puntos de máxima curvatura y espacio ocupado. La desconexión de estas unidades permite la pérdida de volumen durante el proceso de descomposición de la carcasa. La progresiva pérdida de volumen es necesaria para evitar una posible fractura severa de la carcasa a la hora de ser incluida en el sedimento.

No existe una diferencia significativa cuando comparamos la desarticulación y el solapamiento por localidades, es decir, en los distintos yacimientos (**Figuras 12A y B**). El grado de dispersión de los elementos esqueléticos en nuestra muestra puede ser agrupado bajo las condiciones limitantes de un proceso común de enterramiento rápido. Esto puede estar directamente relacionado con que la muestra esté exclusivamente formada por ejemplares de un mismo tipo de yacimientos. Sin embargo, a pesar de este resultado los ejemplares del yacimiento de Solnhofen (depósito tipo lagoon) muestran diferencias en los niveles de dispersión. Todos los ejemplares de este yacimiento, mayoritariamente pertenecientes al género *Archaeopteryx*, presentan niveles elevados de solapamiento probablemente debido al tipo de depósito y la alta salinidad del paleoambiente. Además, es importante resaltar que la muestra está infrarepresentada en los demás medios deposicionales (fluvial, medios de transición, deltaico, et.). Quizá una muestra más amplia o la ampliación de los representantes de un medio deposicional concreto, nos ayude a discernir y categorizar mejor la dispersión de distintos ambientes sedimentarios y tafonómicos. No obstante, los factores externos incorporan nuevas soluciones y combinaciones de las variables de dispersión. Tal y como vimos en el experimento no hemos encontrado que los factores externos e internos sean antagonistas. La acción de los factores externos podría provocar el incremento (o descenso) de la dispersión de elementos, o cambios en las tasas dentro de la tendencia general. Por ejemplo, el ejemplar *Archaeopteryx lithographica* (ejemplar de Londres) difiere de la condición general del resto de los ejemplares de su género. [Davis \(1996\)](#), teniendo en cuenta la flotación media y la hidrodinámica del yacimiento de Solnhofen, propuso que este ejemplar de Londres fue transportado en flotación durante algún tiempo. En la **Figura 14** los ejemplares del género *Archaeopteryx* están resaltados dentro de un círculo de línea discontinua, y es evidente que la posición del ejemplar de Londres se aleja bastante de este patrón común. Todos los ejemplares de *Archaeopteryx* están agrupados en la zona de baja de desarticulación-ausencia pero presentan un elevado grado de solapamiento. El ejemplar de Londres por el contrario esta mucho más desarticulado. Sin embargo, como veremos a lo largo del desarrollo de esta tesis, las transformaciones de los ejemplares, relacionados biológicamente, bajo condiciones deposicionales similares,

mantienen alguna de las tendencias descritas anteriormente para las posiciones de enterramiento.

2.2.3 Resumen de Conclusiones

1. La morfología condiciona las posibles tendencias encontradas en las posiciones de enterramiento descritas en el Tafoespacio, que por otro lado sólo están ocupadas en un 30%. Por un lado, el tafoespacio nos muestra como los dinosaurios y las formas basales de aves presentan preferencialmente posiciones laterales. Por otro lado, cocodrilos, lagartos y las aves del género *Confuciusornis* presentan posiciones dorsales o ventrales, mientras que las aves modernas y los pterosaurios no parecen seguir una tendencia preferencial. La influencia del tamaño del ejemplar se registra en la variable ausencia, donde los ejemplares más grandes se correlacionan con los valores más pequeños de la variable

2. Los patrones descritos en el estudio de la dispersión de ejemplares fósiles establecen que:

(a) La desarticulación y ausencia de huesos se correlacionan en un 84 % de los casos, identificando que los dos procesos tienen un comportamiento muy similar y pueden ser interpretados como una única variable (Rho de Spearman para un total de 122 ejemplares; $t = 16.94$, $r = 0.840$, $p < 0.01$).

(b) Existe un patrón general de correlación negativa entre la desarticulación-ausencia y el solapamiento, es decir por lo general a un mayor valor de la desarticulación, le corresponde un menor solapamiento (Rho de Spearman; $r = -0.35$, $p < 0.01$).

(c) Las posiciones laterales favorecen el solapamiento previniendo la desarticulación de las unidades anatómicas (posición protectora). Mientras que las posiciones dorso-ventrales presentan bajos valores de solapamiento y un amplio abanico de valores desarticulación-ausencia.

3. El patrón de desconexión está íntimamente relacionado con la pérdida de volumen en la carcasa (efecto de la carga litostática). Las secuencias de desarticulación de Aves y Pterosauria (**Figuras 16A y B**) presentan patrones únicos dentro de la muestra. La secuencia de Aves sugiere el aumento en la resistencia a la desarticulación debido a la aparición evolutiva del módulo volador (Sanz, 1999). En la secuencia de Pterosaurios la presencia de “pteroid” (hueso extra de que soporta la membrana anterior de vuelo), y del “patagio”, hacen que se mantenga unidos en la descomposición los huesos de las extremidades anteriores y posteriores.

4. No existe diferencia significativa cuando comparamos la desarticulación y el solapamiento en los distintos yacimientos (**Figuras 12A y B**). Sin embargo, a pesar

de este resultado los ejemplares del yacimiento de Solnhofen (depósito tipo lagoon) muestran diferencias en los niveles de dispersión respecto al resto de los ejemplares de la muestra (impronta paleoambiental del ambiente sedimentario).

2.3

Medio de producción bioestratinómica

Las primeras observaciones dirigidas a la inferencia de datos paleobiológicos en el registro fósil a partir del estado de alteración de carcacas, fueron realizadas por [Weigelt \(1927/1989\)](#), quien además introdujo por primera vez en el análisis tafonómico, observaciones sobre la descomposición de vertebrados actuales (mamíferos, lagartos, cocodrilos, y aves). Durante seis meses de intenso trabajo de campo describió diferentes posiciones de muerte, ilustrando las alteraciones que presentaban diferentes carcacas en distintos medios de descomposición. Su libro, “*Recent Vertebrate Carcasses and Their Paleobiological Implications*”, está lleno de observaciones empíricas que han sido utilizadas posteriormente por otros autores en la extrapolación de datos sobre la descomposición de los organismos en el pasado. Uno de los casos más famosos, y que cuenta ya con un largo historial de debates ([Weigelt, 1927/1989](#); [Abler, 1985](#); [Davis, 1996](#)), es la curvatura del cuello y otras torsiones extremas presentes en el esqueleto de los ejemplares de *Archaeopteryx lithographica* y *Compsognathus longipes*. Estos ejemplares encontrados en los afloramientos del yacimiento de Solnhofen (Jurásico Superior, Alemania), presentan torsiones significativas del esqueleto (p. ej. cuello orientado hacia atrás, ver mas adelante **Figura 22**), y durante años ha sido motivo de discusión el posible origen de dichas alteraciones en el esqueleto (ver discusión de las distintas hipótesis en [Davis 1996](#)). La hipótesis más aceptada es la que propone [Davis en 1996](#). Según [Davis](#) (que rememora la experiencia actualista realizada por [Heinroth en 1923](#)), cuando una cadáver es descarnado, es decir la tensión muscular desaparece, y se expone el esqueleto a un ambiente seco (estufa a 20°C), los ligamentos comienzan a contraerse por deshidratación (p. ej. en articulaciones y columna vertebral), haciendo que la carcaca adquiera torsiones esqueléticas como la descrita por el propio Davis con el término “posición del ciclista”. En conjunto las dos experiencias aportan una posible explicación sobre la postura de enterramiento de *Archaeopteryx* y *Compsognathus*, que tras perder los tejidos musculares por la acción de la descomposición, adquieren

torsiones en el esqueleto debido a que el ambiente de elevada salinidad de Solnhofen deshidrataría y contraería los tendones (efecto osmótico similar al producido por la temperatura).

Davis (1994, 1996) fue el primero en proponer un modelo que relaciona diferentes ejemplares fósiles, que presentan distintos estados de alteración (estados de dispersión o tafotipos, como hemos visto en el Tafoespacio), con una dinámica paleoecológica concreta. Dentro de los distintos afloramientos del yacimiento de Solnhofen (Jurásico Superior, Alemania), cada ejemplar de *Archaeopteryx* presenta un estado particular de desarticulación que se podría correlacionar con la dinámica hidrológica diferencial reconstruida para el yacimiento. En Davis y Briggs (1998), ya de manera generalizada, se aplica el modelo a ejemplares de aves fósiles de distintos yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten como Messel (Eoceno Medio, Alemania), Solnhofen (Jurásico Superior, Alemania), formación Green River (Wyoming, USA), y un ejemplo de yacimiento tipo Konzentrat-Lagerstätten como es La Meseta (Seymour Island, Antártida). Según Allison (1988b) este tipo de yacimientos, tal y como presentamos en la introducción de esta tesis, se pueden clasificar en función de cuál sea el proceso que los origina: enterramiento rápido, trampas de preservación (ámbar, asfalto), y mineralización autogénica (tapetes microbianos), y además suelen estar asociados a la conservación de tejidos blandos como ya veremos más adelante.

Tal y como discutimos en el Tafoespacio, los estados de dispersión, y la posición de enterramiento son dependientes, en mayor o menor medida, del grupo biológico, es decir, se puede incorporar la morfología como un factor regulador de las alteraciones bioestratigráficas. Si recordamos los resultados experimentales (apartado de actuaotafonomía), dos carcasas de igual tamaño, edad, y especie, sometidas a distintos medios de descomposición, presentan un patrón sólo comparable en comportamiento o tendencia (carcasas en exposición subaérea y enterradas), no en magnitud. Es por eso que en este apartado seguimos ampliando el estudio realizado sobre los estados de dispersión y posiciones de enterramiento en ejemplares fósiles, intentando extraer más información sobre las dinámicas paleoecológicas, teniendo siempre en mente los resultados experimentales.

2.3.1 Estudio de los Ángulos

Seleccionamos la muestra de aves fósiles (Sanz 1999, Chiappe y Witmer 2002), del total de arcosaurios analizados en un principio. Un total de 39 ejemplares distribuidos en diferentes grupos: 13 Ornithuromorpha representando a las aves modernas (desde formas basales como el género *Apsaravis* y formas derivadas o Neornithes como *Charadriiformes*, *Piciformes*, *Coraciiformes*, *Psittaciformes*, *Ciconiiformes*); 7 ejemplares agrupados como ‘*Archaeopteryx*-like’ incluyendo los ejemplares del género *Archaeopteryx* y géneros basales muy cercanos a este grupo *Jeholornis prima*, y *Rahona ostromi*; 12 Enantiornithes (*Iberomesornis*, *Noguerornis* y géneros Euenantiornithes como *Concornis*, *Eoalulavis*, *Eocathayornis*, *Sinornis*, *Protopteryx* and *Neuquenornis*); 7 miembros de la familia Confuciusornithidae (incluyendo los géneros *Confuciusornis*, *Changchengornis* and un ejemplar juvenil del género *Liaksiornis*).

Sobre cada uno de los ejemplares fósiles medimos los ángulos que describen la distintas posiciones de cada uno de los módulos del cuerpo (cabeza, extremidad anterior derecha e izquierda, y extremidad posterior derecha e izquierda) (ver **Figura 17** y **Apéndice 4**). De esta manera obtenemos una descripción precisa, de la distribución de los módulos corporales en la posición de enterramiento. Realizamos las mismas medidas en los ejemplares del experimento, pero en esta ocasión calculamos la posición media para cada medio. El centroide de cada ejemplar, desde el cual medimos los ángulos de los diferentes módulos en el sentido de las agujas del reloj, coincide con el centro geométrico dentro del cuadrante que engloba el cuerpo del ejemplar (cabeza, torso, y las cuatro extremidades sin autópodos). En este centroide se cruzan la línea paralela al eje axial del cuerpo y la línea que divide a cada ejemplar en dos (ver **Figura 17**). Los centroides de cada módulo (p. ej. extremidad anterior derecha), se coinciden de igual manera con el punto medio del rectángulo que engloba a cada módulo (parte superior derecha de la **Figura 17**). En el caso particular de que la desarticulación tenga un valor extremo y no exista conexión biológica entre las distintas partes del cuerpo, se miden los ángulos que describen la posición de cada módulo dentro del rectángulo que agrupa a todos los restos esqueléticos del ejemplar (siempre orientando al ejemplar ajustándonos a los patrones anteriormente descritos). Todos aquellos ejemplares fósiles, tanto originales como recogidos en la literatura, en los que se disponía de placa y contra-placa fueron analizados según la posición que más elementos conservaba y siempre tomando como referencia una misma posición. Es decir, ejemplares con posiciones dorso-ventralmente fueron muestreados siempre en posición dorsal, y los que tenían posiciones laterales se midieron en posición

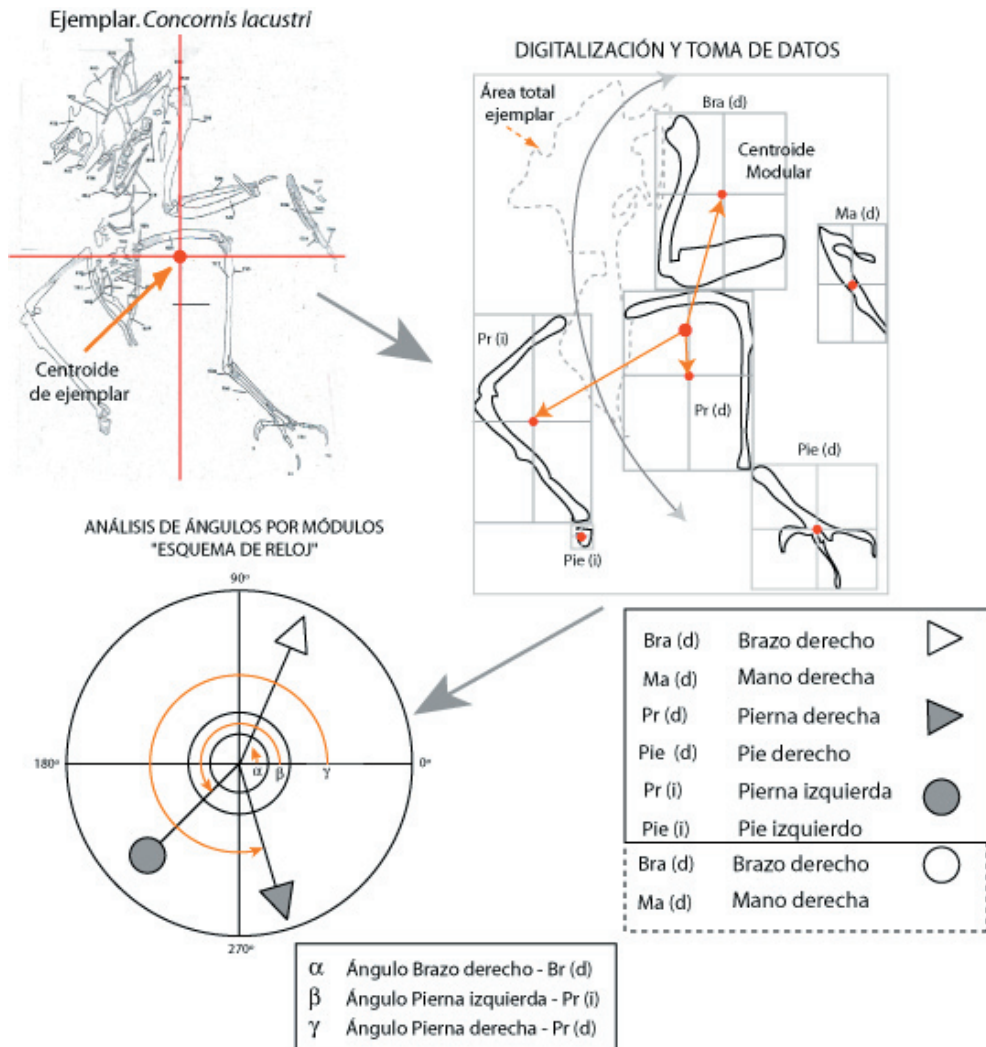


Figura 17. Protocolo utilizado en la toma de datos para la variación angular en los diferentes módulos de cada ejemplar (Cabeza, Extremidades anteriores y posteriores). Cada ángulo es medido desde el centroide del ejemplar en sentido de las agujas del reloj, hasta el centroide de cada módulo. En la parte inferior derecha se muestran los símbolos que identifican a cada módulo.

decúbito lateral derecho. De esta manera logramos facilitar la posterior comparación de los ángulos de los distintos módulos. En todos los ejemplares se ha desestimado la idea de poner información no evidente en los elementos anatómico (p. ej. partes anatómicas que están en la placa pero que no son evidentes debido a la preparación del ejemplar).

2.3.2 Resultados y Discusión

La **Figura 18** compara los ángulos obtenidos para la posición de cada módulo en los distintos ejemplares de la muestra aviaria, tanto fósil como actual. En el caso de los ejemplares del experimento (fila superior de la figura), las posiciones de enterramiento en los medios subaéreos y de enterramiento no muestran diferencias significativas (orientación similar en la cabeza). La única variación encontrada, como ya adelantamos en la discusión del aparatado de actuotafonomía (ver también **Figura 7**), es un mayor valor de desarticulación en los subaéreos (valores de dispersión en la esquina superior derecha del recuadro que engloba a al lado de cada ejemplar). Los ejemplares expuestos en ambiente acuático se diferencian con facilidad debido a las torsiones del esqueleto (color naranja), especialmente las del cuello que hace que el rostro se oriente de una manera totalmente diferente (ver detalle de la torsión del cuello y la orientación del rostro, esquina superior derecha de la **Figura 18**). Los fósiles que hemos analizado se han ordenado según sus patrones de enterramiento en ventrales y laterales. Cada esquema circular se corresponde con la posición media para un cierto número de ejemplares (también señalado en cada recuadro). En el margen interior de cada esquema a partir del cual se han cuantificado los ángulos, se muestra el porcentaje de desarticulación, ausencia, y solapamiento (círculo tricolor). Los fósiles en la fila ventral y lateral se corresponden con ejemplares que se han sido interpretados como con producción subaérea y enterrados. Las posiciones ventrales mantienen un patrón bastante conservado entre los distintos grupos de Aves y a su vez en los distintos yacimientos (cada yacimiento se representa con un color, ver margen superior derecho). Los pocos ejemplos que se pueden atribuir a la influencia acuática muestran una diferenciación clara, o bien se correlacionan con un alto nivel de desarticulación (p. ej. *Larus delawensis*, experimentos actuotafonómicos en depósito fluvial, [Bickart 1984](#)), o bien presentan severas torsiones en el cuello (p. ej. Ornithuromorpha en Messel, *Archaeopteryx* en Solnhofen). Las producidas en ausencia de agua pueden tener asociado un cierto grado de torsión (p. ej. cuello), pero en este caso la torsión no hace variar la orientación del rostro (ver columna de ejemplares laterales en **Figura 17**). Por otro lado, si se modifica la orientación del rostro (rostro orientado hacia la parte caudal), y además, la cabeza y el cuello se localiza por detrás (respecto del eje axial en la posición lateral) de las extremidades anteriores (al contrario que las posiciones laterales de ambientes terrestres), entonces podemos la influencia acuática es evidente en el medio de descomposición (columna de la derecha en **Figura 18**).

Se puede observar en los esquemas resaltados en color amarillo (ambiente

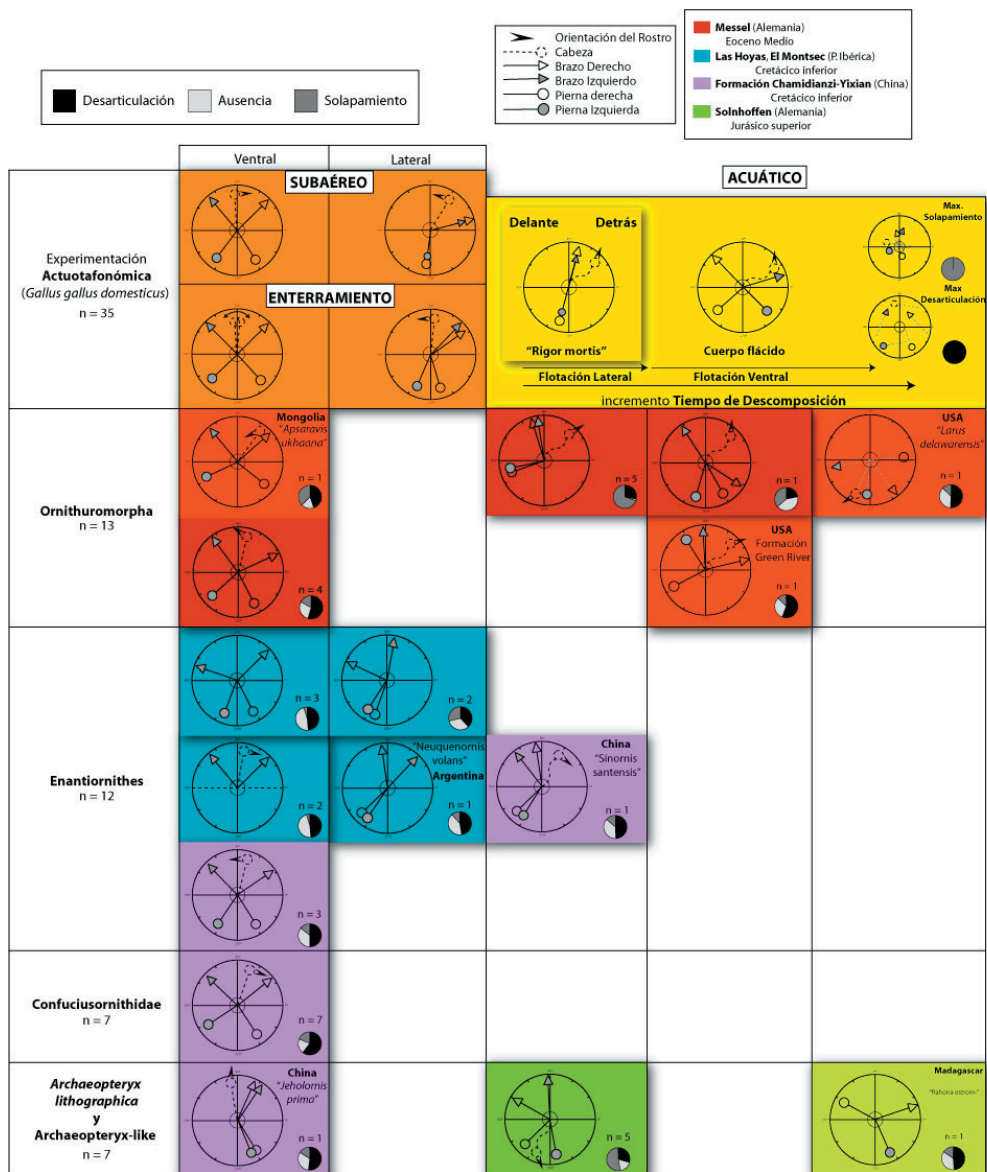


Figura 18. Variaciones angulares medias para los distintos grupos taxonómicos. Los diferentes colores de tonalidad intensa (ver esquina superior derecha), identifican los yacimientos mayoritarios dentro de la muestra. Las tonalidades de color apagadas describen casos de otros yacimientos (ver **Figura 12** en el apartado anterior). En la parte superior (colores amarillo y naranja), de izquierda a derecha, se resumen los datos obtenidos para la variación angular en carcadas actuales (experimento actuatafonómico).

acuático), que desde la etapa temprana de *rigor mortis*, la torsión se va haciendo progresivamente mayor a medida que avanza el tiempo de descomposición. Por ejemplo, en los ejemplares del género *Archaeopteryx* la torsión del cuello se hace extrema en etapas tempranas haciendo que la cabeza alcance posiciones cercanas a

las extremidades posteriores (el cráneo contacta con la parte dorsal del cuerpo, ver parte central inferior resaltada en color verde, **Figura 18**). Como veremos, en este caso la torsión debida al rigor se ve favorecida por el choque osmótico que las aguas de elevada concentración de sal producen en los tejidos. Tras el *rigor mortis* (como explicamos en el apartado experimental), el cuello pierde rigidez pero mantiene la torsión, y las extremidades ocupan posiciones poco usuales. Los grandes cambios de volumen que se ocasionan por la acumulación de gas y agua y las variaciones en la posición de flotación a lo largo de la descomposición son los máximos responsables de estos cambios. Además, el medio acuático ofrece menos resistencia al movimiento que los medios terrestres. De esta manera, los individuos que permanezcan un mayor tiempo en el medio acuático antes del enterramiento, podrán alcanzar posiciones ventrales con torsiones y alto grado de desarticulación (*Larus delawarensis*, esquina superior derecha **Figura 18**).

Inferencia de la producción bioestratinómica

Si el proceso natural de descomposición se toma como referencia para la comparación con el registro fósil aviario, omitiendo las posibles alteraciones fosildiagenéticas posteriores, todos los resultados mencionados hasta el momento pueden ser utilizados como modelo general a la hora de inferir las condiciones generales de descomposición en ejemplares del registro fósil. Los datos actualistas resumidos en la **Figura 19A** (modificación de la **Figura 9**), nos ofrecen una primera pista en la posible inferencia de los medios de producción desde el estudio de la alteración tafonómica. Las comparaciones deben tomarse como hipótesis que deben ser contrastadas con otras evidencias sedimentológicas y fosildiagenéticas. Para producciones subaéreas parece que son las posiciones ventrales las dominantes (Cabeza, $\approx 90^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo, $120 - 160^\circ$; Pierna izquierda, $210 - 270^\circ$; Pierna derecha, $290 - 330^\circ$). Las carcasas sufren desarticulación sobre todo en la zona del cráneo debido a la acumulación de gas, tanto en juveniles como en adultos (ver **Figura 8**). En adultos el porcentaje de desarticulación es mayor porque las variaciones en el volumen son más pronunciadas, haciendo además se incremente el solapamiento en las extremidades sobre todo por culpa de los movimientos producidos por la acumulación y salida de gas. Vemos en la **Figura 19A** como la posición, la pérdida y desarticulación de huesos, puede ayudarnos a localizar el ambiente de exposición subaérea en ejemplares del registro fósil.

Por el contrario, en la producción donde se da un rápido enterramiento sin exposición subaérea (Cabeza, $60 - 120^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo,










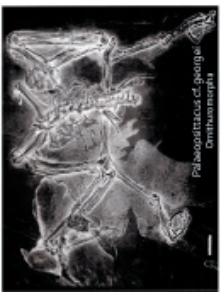
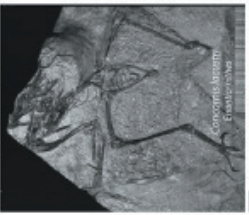
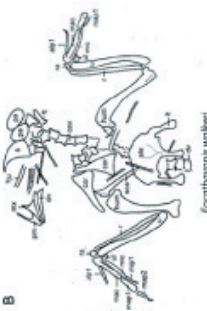

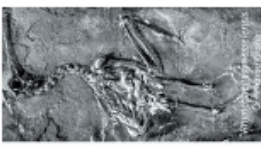
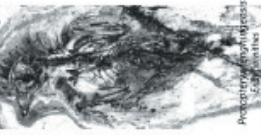
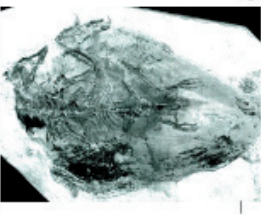

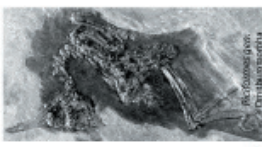


| INFORMACIÓN BIOLÓGICA | | INFORMACIÓN TAFONÓMICA | | | | | | | |
|---|---|---|-------------|---|--------|--------------------------------------|---|--------------------------------|-------------|
| Superficie / Volumen Ratio | | Fases Postmortem | | | | | | Ratio Pérdida de Masa | |
| Juvenil | Adulto | Rigor mortis | | Producción de Gas | | Actividad Insectil | | | |
|  | | | | | | | | | |
| Alta | | Baja | | | | | | | |
| ONTOGENIA Medio | | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto | Juvenil | Adulto |
| | | | | | | | | | |
| DESCOMPOSICIÓN | SUBAÉREO  | • No Fases | • Fuerte |  | | • Pequeños | • Grandes y voraces y elevada población | • Retardado | • Acelerado |
| | | • Posición de muerte (volumen) • Pérdida de huesos (cráneo) | | | | • Desarticulación de huesos (tamaño) | | | |
| | ENTERRAMIENTO  | • No Fases | • Fuerte |  | | Sin diferencias significativas | | Sin diferencias significativas | |
| | | • Pegado | • Aplanado | | | | | - | |
| | • Impresiones de tejidos blandos | | | | | | | | |
| | ACUÁTICO (Agua Dulce)  | • Fuerte | • Flotación |  | | • Pequeños | • Grandes y voraces y elevada población | • Retardado | • Acelerado |
| | |  | | • Desarticulaciones severas • Transporte | | + | | | |
| Registro Fósil | | | | | | | | | |

Figura 19. A) Modelo general modificado para la descomposición de *Gallus* (ver Figura 9 para datos sobre la descomposición). En gris se resaltan las alteraciones que más significativas que se producen en cada medio de descomposición y que pueden ser utilizadas en la comparación con ejemplares del registro fósil (inferencia paleobiológica; y B) Ejemplos extraídos del registro fósil. Su colocación en una u otra casilla es el resultado de nuestra propuesta de inferencia paleobiológica en función de los datos actualistas. Aunque todos se caractericen por una rápida tasa de enterramiento o inhibición de la descomposición, existen diferencias que nos pueden guiar en la descripción del medio de producción.

| REGISTRO FÓSIL | | | |
|--|--|---|--|
| SUBAÉREO  | Messel | Las Hoyas | Formación Chamidanzhi-Yixian |
| |  <p><i>Palaeosittacus cf. parvius</i> Messel Pit</p> |  <p><i>Eocongrus</i> Las Hoyas</p> |  <p><i>Eocongrus wolkovi</i> Yixian Formation</p> |
| ENTERRAMIENTO  | Messel | | Formación Chamidanzhi-Yixian |
| |  <p><i>Procongrus</i> Messel Pit</p> |  <p><i>Procongrus</i> Messel Pit</p> |  <p><i>Congrus</i> Yixian Formation</p> |
| ACUÁTICO  | Messel | Solnhofen | Solnhofen |
| |  <p><i>Palaeosittacus cf. parvius</i> Messel Pit</p> |  <p><i>Archegasteria</i> Solnhofen</p> |  <p><i>Archegasteria</i> Solnhofen</p> |

120 – 160°; Pierna izquierda, 210 – 270°; Pierna derecha, 300 – 330°), la conservación de tejidos blandos (incluyendo estructuras tegumentarias como plumas, pelos, etc.), será una potencial evidencia de esto. La conservación de tejidos blandos, impresiones, o incluso réplicas, se verán favorecidas en estos casos debido a la ralentización en la tasa de descomposición, que se da al estar bajo el sedimento (oscilación menor de la temperatura, y no existe actividad insectil debido a la ausencia de oxígeno). Finalmente, la producción en agua produce fuertes torsiones en la región del cuello, las extremidades anteriores se mantienen replegadas sobre el pecho, y se mantienen las patas estiradas (Cabeza, 1^{er} - 4^o cuadrante; Brazo derecho, 60 – 180°; Brazo izquierdo, 60 – 120°; Pierna izquierda, 180 – 270°; Pierna derecha, 110 – 300°). Estas disposiciones angulares caracterizan un corto periodo en agua y la persistencia del en *rigor mortis*. Cuando exista un grado de desarticulación elevado, sin ninguna evidencia de ataque depredador, es típico de carcassas que han flotado de manera prolongada y ha llegado a desarticularse casi completamente por la descomposición (quinta columna empezando por la izquierda, **Figura 18**).

Valoraciones en el registro fósil: fósiles y yacimientos

En la **Figura 19B** (contrastar con **Figura 8**) realizamos un ejercicio de comparación donde valoramos los resultados extraídos del experimento actualista y la posible inferencia paleobiológica para ejemplares extraídos de yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten como Messel (Eoceno medio, Alemania), Las Hoyas (Cretácico Inferior, España), Formación Chamidianzi-Yixian (Cretácico Inferior, China) y Solnhofen (Jurásico Superior, Alemania). En la primera fila agrupamos a los ejemplares asociados con condiciones de descomposición subaérea que se caracterizarían por un cierto grado de desarticulación ($\approx 57\%$) pero sin presencia de torsiones en el esqueleto (p. ej. de izquierda a derecha; *Palaeopsittacus cf. georgei*, *Concornis lacustri* y *Eocathayonis walkeri*). En la fila media se muestran fósiles (relacionados con posibles eventos catastróficos de rápido enterramiento, desarticulación media de 18 %), con carcassas más completas y seguramente con evidencias de tejidos blandos (de izquierda a derecha, *Rhynchoaeites messelensis*, *Protopteryx fengningensis*, *Confuciusornis sanctus* GMV-2131, y *Confuciusornis sanctus* GMV-2133). En general, la conservación de tejidos blandos podría darse en todos los medios propuestos ya que en todos ellos existe la condición enterramiento rápido en mayor o en menor medida, ya sea bien por enterramiento en el sedimento o atrapados en tapetes microbianos (en muchas ocasiones los tejidos blandos que se conservan, tienen asociados en su superficie “biofilms” de bacterias). Es por esto que

en la inferencia del medio de producción, debemos incorporar también el porcentaje de desarticulación, y el grado de torsión del esqueleto. La última fila representa a ejemplares fósiles relacionados con medios acuáticos. Todos ellos presentan torsiones en el esqueleto, sobre todo a lo largo del eje axial del cuerpo (p. ej. torsiones del cuello debidas al efecto del *rigor mortis* más el producido por la flotación (de izquierda a derecha; *Piciformes* gen., *Archaeopteryx bavarica*, *Archaeopteryx lithographica* - Solnhofen, y *Compsognathus longipes*).

Como hemos visto hasta ahora en el estado de alteración de una carcasa podemos detectar la impronta tanto de factores externos del ambiente de producción, como de factores intrínsecos al organismo. Es por eso que nos resulta prácticamente imposible explicar las dinámicas de descomposición de los grupos de la **Figura 18** sin tener en cuenta ambos tipos de restricciones (biológicas y ambientales). Por ejemplo, en el yacimiento de Messel, cuya muestra está formada exclusivamente por ejemplares de aves actuales (Ornithuromorpha), encontramos que la variación en las posiciones y ángulos cubrirían todo el espectro de ambientes de descomposición. La dinámica paleoecológica del yacimiento debió caracterizarse, (1) por un ambiente donde producción oscilase entre terrestre, enterramiento, y (2) ambiente acuático donde el enterramiento también fuese rápido (baja desarticulación, y torsión en el cuello). También se reconocen posiciones de enterramiento que ejemplifican posibles periodos más prolongados de flotación. Esta dinámica encajaría con la propuesta paleoecológica para este yacimiento donde el régimen lacustre estaría dominado por un pequeño embalsamiento de aguas ricas en algas que han debido contribuir como trampas de preservación (Frazen, 1990). Otro ejemplo, lo tenemos en el yacimiento de Las Hoyas (Península ibérica) donde las carcasas parecen haberse producido tras haber sido expuestas subaéreamente. Aunque pueda parecer contradictorio con el modelo lacustre de aguas dulces poco profundas de influencia climática subtropical o semiárida, siempre se ha sospechado que la dinámica paleoambiental debió haber estado marcada por la estacionalidad (Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995). Como dato a favor podemos añadir, que las carcasas de aves del yacimiento de Las Hoyas (todas ellas del grupo Enantiornithes y de pequeño tamaño) carecen todas de cráneo por lo que, en ausencia de evidencias de depredadores, se puede inferir que la desarticulación de la región postorbital está producida por la salida del gas de la descomposición. Esto apoyaría más un ambiente no tan influenciado por la presencia de un lago como en Messel. Las Enantiornithes de yacimientos chinos presentan por el contrario un patrón muy distinto al de Las Hoyas, donde el porcentaje de desarticulación es menor (ver diagramas de ángulos en la **Figura 18**),

y también presentan posiciones que evidencian un ambiente acuático (p. ej. torsión del cuello en *Sinornis santensis*). Como casos excepcionalmente especiales tenemos que destacar los ejemplares del grupo Confuciusornithidae y los ejemplares de *Archaeopteryx lithographica*. Todos los ejemplares del grupo Confuciusornithidae (todos de los mismos afloramiento) presentan un patrón común donde las posiciones de los distintos módulos son similares (posiciones ventrales con las extremidades colocadas en forma de aspa). Además, los valores de desarticulación por lo general son menores, evidenciando un proceso de enterramiento extremadamente rápido. El caso contrario lo encontramos en los ejemplares de *Archaeopteryx lithographica* (también originarios en un único ambiente sedimentario). Todos ellos presentan grados similares de torsión siempre en posiciones laterales. Es evidente que los ángulos indican poco tiempo de alteración en las carcassas, posiblemente el proceso de enterramiento les alcanzó alrededor de los primeros días de la descomposición, y/o por supuesto de la flotación. El grado de torsión del cuello en los ejemplares de *Archaeopteryx lithographica* es extremadamente elevado lo que nos hace pensar que el ambiente acuático de este yacimiento (lagoon) influyese en el grado de torsión (influencia de la salinidad, como veremos más adelante), o que simplemente la particular anatomía de los ejemplares del grupo facilitase la torsión (grupo basal dentro de aves).

2.3.4 Resumen de Conclusiones

1. La inferencia paleobiológica debe plantearse a través de la descripción del estado de alteración de una carcasa, reconocimiento la impronta tanto de factores externos del ambiente sedimentario, como de los factores intrínsecos al organismo.
2. El conjunto de los estados de alteración de las diferentes carcasas de un ambiente sedimentario, nos ayudarán a reconocer la dinámica del paleoambiente.
3. Para la producciones subaérea parece que son las posiciones ventrales las dominantes (Cabeza, $\approx 90^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo, $120 - 160^\circ$; Pierna izquierda, $210 - 270^\circ$; Pierna derecha, $290 - 330^\circ$). Las carcasas sufren desarticulación sobre todo en la zona del cráneo debido a la acumulación de gas, tanto en juveniles como en adultos (ver también **Figura 8**), sin embargo los ejemplares adultos tienen un porcentaje mayor de desarticulación debido a que las variaciones en el volumen son más pronunciadas.
4. En la producción limitada a condiciones de rápido enterramiento sin exposición subaérea (Cabeza, $60 - 120^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo, $120 - 160^\circ$; Pierna izquierda, $210 - 270^\circ$; Pierna derecha, $300 - 330^\circ$), la conservación de tejidos blandos (incluyendo estructuras tegumentarias como plumas, pelos, etc.), parece sufrir un control positivo. La conservación de tejidos blandos, las impresiones, e incluso réplicas de estructuras, se verán favorecidas en estos casos debido a la ralentización en la tasa de descomposición (oscilación menor de la temperatura, y no existe actividad insectil debido a la ausencia de oxígeno).
5. La producción en agua produce fuertes torsiones en la región del cuello, las extremidades anteriores se mantienen replegadas sobre el pecho, y se mantienen las patas estiradas (Cabeza, $1^{\text{er}} - 4^\circ$ cuadrante; Brazo derecho, $60 - 180^\circ$; Brazo izquierdo, $60 - 120^\circ$; Pierna izquierda, $180 - 270^\circ$; Pierna derecha, $110 - 300^\circ$). Estas posiciones de muerte caracterizan un corto periodo en agua y posiblemente la persistencia del en *rigor mortis*. En el caso de existir un grado de desarticulación elevado, sin ninguna evidencia de ataque depredador, pero con torsiones en el esqueleto, estaremos ante una carcasa que ha flotado de manera prolongada y ha llegado a desarticularse casi completamente por la descomposición (**Figura 19**).

2.4

El tamaño biológico como condicionante de la fase bioestratinómica

Factores como el tamaño del organismo, y las proporciones anatómicas, que están relacionadas con la edad del individuo, son factores inherentes a cualquier muestra biológica, y pueden sesgar la información extraída en cualquier tipo de análisis. Normalmente en los estudios tafonómicos, no suelen existir (o no se suelen plantear) relaciones directas entre este tipo de variables biológicas y las variables tafonómicas. La razón se debe principalmente a que es extremadamente complejo evaluar de manera aislada el efecto que los factores biológicos ejercen en el proceso de fosilización. Se suele dar por supuesto tamaño biológico afectan al desarrollo tafonómico (p. ej. las diferencias entre la descomposición de macro y micromamíferos), pero a día de hoy, no existe ningún estudio que analice su efecto, ya sea en una muestra actual o fósil.

A través de los estudios forenses sabemos que condiciones biológicas como: madurez del individuo ([Mann *et al.*, 1990](#); [Goff, 2000](#)), proporción de tejido adiposo ([Forbes *et al.*, 2004](#)), y concentración de sustancias químicas estimulantes en los tejidos (ver también, [Bourel *et al.*, 2001](#)), pueden hacer variar las tasas de descomposición en un cadáver. Otros estudios más recientes, circunscritos también al ámbito forense, sugieren lo contrario. [Breitmeir \(2005\)](#) estudia un total de 87 cadáveres exhumados donde se identifican cadáveres de todas las edades, desde cadáveres de niños nacidos muertos hasta individuos de 86 años de edad. En total los cadáveres exhumados registran un total de 54 hombres y 33 mujeres. Los resultados, por lo menos sorprendentes, describen que en cadáveres humanos el factor que domina la pérdida de masa principalmente es el tiempo que el cadáver ha permanecido enterrado. Por el contrario, el sexo del cadáver, edad en el momento de muerte, o cambios en la integridad del cadáver antes de ser enterrado (p. ej. incisiones o heridas traumáticas), no hacen variar significativamente la tasa de pérdida de masa.

Este comportamiento también lo describe de manera similar Prieto *et al.* (2004) en un estudio realizado en 225 casos forenses examinados en la Península Ibérica entre los años 1992 y 2002, también parece no existir variaciones debidas al tamaño en el proceso de descomposición.

En contraposición, los resultados de nuestro estudio de experimentación, muestran cómo el diferente estado de madurez de los tejidos, la variación en la relación superficie-volumen durante el desarrollo ontogenético, en definitiva, las diferencias morfológicas, producen particularidades dentro de los procesos postmortem, al menos en el grupo de las Aves. Es por esto, que nos planteamos la siguiente pregunta, ¿cuál es realmente el papel de los factores biológicos en el proceso de descomposición?

Con el fin de responder a esta pregunta realizamos un análisis en ejemplares fósiles con el fin de conocer si existen patrones en los estados de alteración tafonómica descritos, que se puedan vincular directamente con las diferencias de tamaño.

2.4.1 Análisis de las Áreas

En el apartado 2.2 analizamos a través del Tafoespacio las diferentes posiciones de enterramiento en una muestra de arcosaurios fósiles. Al parecer la morfología del organismo impone restricciones a las posibles disposiciones espaciales en el enterramiento, quedando de esta manera fijada, una señal biológica reconocible en las entidades paleobiológicas registradas. El componente biológico se relaciona con la posición de enterramiento en los ejemplares fósiles, describiendo tres categorías principales dentro de la muestra seleccionada: a) grupos biológicos que sólo mantienen posiciones claramente laterales (dinosaurios, y Aves basales); b) un grupo que sólo presenta posiciones dorso-ventrales (*Confuciusornithidae*); y c) grupos que utilizan ambas de manera ambigua (Aves y Pterosaurios). La tendencia general en la muestra describía la existencia de una estrecha relación entre la posición de enterramiento (sobre todo en posiciones laterales, mayoritarias en dinosaurios y formas basales aviares como el grupo *Archaeopteryx*-like) y los niveles de dispersión de cada fósil (desarticulación, ausencias significativas, y solapamiento entre módulos), y únicamente se relacionaba la variable ausencia con las diferencias de tamaño en los ejemplares.

Sobre cada uno de los 122 ejemplares utilizados en la construcción del Tafoespacio tomamos los siguientes datos: longitud máxima del cráneo, longitud del módulo locomotor anterior [calculada a través de la siguiente ecuación: $2 * (\text{húmero} + \text{ulna-radio} + \text{metacarpo más largo})$], longitud del módulo locomotor posterior [$2 * (\text{fémur}$

+ tibia/tibiotarso + metatarso/tarsometatarso más largo)], y longitud total del cuerpo (será el referente de tamaño total en sentido estricto) (ver datos en **Apéndice 4**). Las longitudes máximas tomadas en los huesos de los distintos ejemplares se realizaron siempre que el hueso se encontrase completo, y en el caso de existir una fractura en algún elemento óseo de interés, se estimó el valor aproximado de su longitud según la suma de las longitudes de los fragmentos. A partir de estas variables se calculan las proporciones o ratios de cada módulo con respecto al tamaño total del cuerpo, dividiendo la longitud de cada módulo por la total. De esta manera, podemos clasificar nuestra muestra según sea su relación proporcional entre los tres módulos definidos (a los que llamaremos según sus nombres en inglés “skull” (S), “forelimb” (F), y “hindlimb” (H)). Seguramente, las diferencias de tamaño existentes entre los ejemplares de la muestra (desde grandes dinosaurios a ejemplares juveniles de pequeño tamaño), puedan estar sesgando los posibles resultados. Por ese motivo, calculamos la ratio entre el tamaño total individual (longitud total del cuerpo) y el tamaño medio de cada grupo, y obtenemos una nueva variable que llamaremos tamaño medio (t_m). Esta variable describe las diferencias de tamaño dentro de cada grupo, facilitando de esta manera la descripción de cómo el tamaño afecta al proceso de dispersión. En la **Figura 20** podemos ver como los distintos grupos biológicos están claramente diferenciados por las proporciones de los distintos módulos. La figura no incluye a los 122 ejemplares porque algunos carecerían de alguno de los módulos. podemos distinguir en la figura como pterosaurios y dinosaurios bípedos (Terópodos) se separan claramente del resto de la muestra, diferenciándose claramente en estos grupos el aumento diferencial de uno de sus módulos locomotores, el anterior en el caso de los pterosaurios y el posterior en el caso de los dinosaurios. El resto de la muestra comprende unas proporciones bastante conservadas y que se pueden englobar dentro del triángulo definido por Cabeza (S) 10-30 %, Brazos (F) 30-50 %, y Piernas (H) 50-70 %.

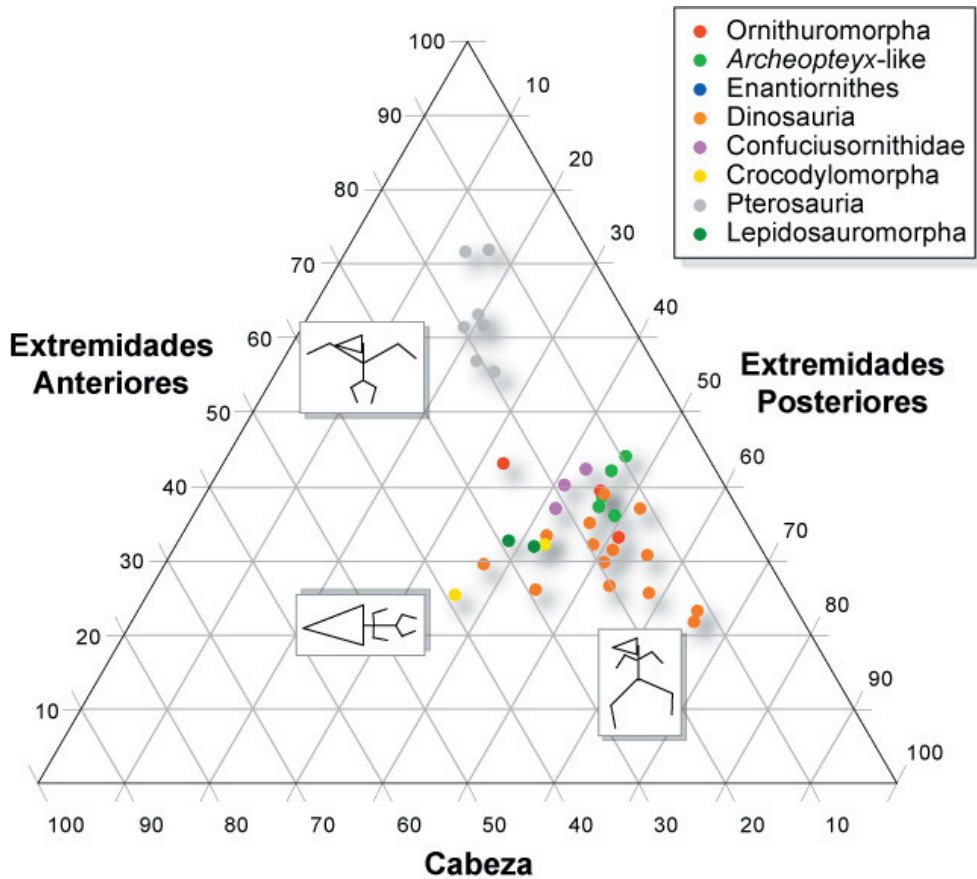


Figura 20. Distribución de la muestra según sus proporciones corporales referidas al tamaño de la cabeza y los dos módulos motores (anterior y posterior). La mayoría de la muestra de arcosaurios se encuentra circunscrita a las proporciones Cabeza (S) 10-30 %, Brazos (F) 30-50 %, y Piernas (H) 50-70 %. Hacia el extremo superior encontraríamos a los pterosaurios (módulo locomotor anterior desarrollado en el patagio), mientras que en el inferior derecho encontraríamos a los terópodos (módulo posterior muy desarrollado)

2.4.2 Resultados y Discusión

Para poder testar el efecto del tamaño en la alteración bioestratinómica, enfrentando las ratios obtenidas para el tamaño de cada módulo en los diferentes taxones, con los niveles de dispersión obtenidos para el tafoespacio. Para poder revelar cualquier correlación significativa existente entre las variables por pequeña que sea, utilizamos modelos no paramétricos para su contrastación. Además hay que tener en cuenta que aunque el número total de individuos es significativo estadísticamente, el número de ejemplares en cada grupo biológico no lo es. En concreto, hemos utilizado el coeficiente de correlación de Spearman que se utiliza siempre y cuando las variables no se ajusten al modelo normal, y no se fundamenten en observaciones nominales puras (Gibbons, 1985).

Los resultados del análisis de correlaciones entre las distintas ratios ((S) o cabeza, (F) o extremidades anteriores, (H) o extremidades posteriores, y (t_m) o tamaño individual) y las variables de dispersión (desarticulación, ausencia, y solapamiento) se resumen en la **Tabla 8**. Si tomamos la muestra completa (los 122 ejemplares fósiles, ver apartado del Tafoespacio) podemos ver como la desarticulación, al igual que la variable ausencia, es dependiente de la variación en el tamaño total (referido al tamaño medio de cada grupo biológico (t_m), $r = -0,216$, $p < 0,05$), y del tamaño modular (módulo locomotor anterior (F), $r = 0,254$, $p < 0,01$; y posterior (H), $r = 0,470$, $p < 0,01$). Es decir, los ejemplares de mayor tamaño, donde la relación modular sea simétrica (p. ej. saurópodos), presentan niveles más bajos de desarticulación y ausencias (tal y como discutimos al principio del capítulo). Pero, a medida que los ejemplares incrementan diferencialmente uno de sus módulos (anterior en pterosaurios, o posterior en terópodos, ver **Figura 20**), tiende a aumentarse la desarticulación y la ausencia. Un origen posible de este incremento lo encontramos al agrupar la muestra según la posición de enterramiento. Por un lado, las posiciones ventrales (típicas de pterosaurios y Aves, ver apartado 2.2.1.2), certifican que el incremento de tamaño en los módulos locomotores (es decir, incremento del espacio que ocupa cada módulo en la posición de muerte en definitiva) hace que los valores de desarticulación y ausencia sean mayores (la carcasa está más expuesta). Por otro lado, las posiciones laterales (típicas de dinosaurios y Aves basales), refuerzan la idea de que para un individuo de mayor tamaño ha de darse una menor desarticulación (posición protectora). Estos resultados reforzarían lo que ya se hizo evidente en las conclusiones del tafoespacio de arcosaurios. En las posiciones laterales, el incremento de tamaño en el módulo locomotor posterior hace disminuir claramente el solapamiento. Podemos inferir entonces, que en los ejemplares pequeños será donde encontraremos generalmente

las piernas cruzadas. Si como vimos la dispersión es un proceso modular (ver secuencias de desarticulación, Figura 16C), y el tamaño del ejemplar influye en el proceso de dispersión, deberíamos estudiar las **particularidades** que cada grupo biológico introduce en la relación entre medidas biológicas y las medidas del estado de dispersión. Por ejemplo el clado **Aves** (Chiappe y Witmer, 2002) formado por; Ornithuromorpha, Enantiornithes, Confuciusornithidae, y *Archaeopteryx*, parecen delimitar un patrón notable dentro de la muestra. La tendencia, como se puede ver en el **Tabla 8** es evidente, y lo que es realmente un hallazgo extraordinario es que está únicamente relacionada con el tamaño relativo del aparato volador (Sanz, 1997). El incremento en la proporción alar está directamente implicado en el aumento de la capacidad de vuelo, y dentro del proceso de descomposición bioestratigráfica, con un aumento en la desarticulación, y lo que es más peculiar si cabe, con menor solapamiento.

A pesar del reducido número de casos que cada grupo biológico presenta por separado, parece oportuno destacar algunas de las tendencias observadas para cada uno de ellos (ver **Tabla 8** al final de este apartado), aunque carezcan de significado estadístico real. El grupo Ornithuromorpha como representantes de las aves actuales, parecen tener una relación positiva entre el tamaño de individuo y el solapamiento, pero al igual que el grupo de *Archaeopteryx* (relación positiva entre longitud del cráneo y desarticulación) el número de ejemplares es extremadamente pequeño. En el caso de las Enantiornithes se evidencia claramente la influencia que tiene el aumento proporcional del módulo locomotor anterior (novedad evolutiva aviar), en el proceso de ausencia de elementos óseos durante las etapas previas al enterramiento. Este grupo mayoritariamente de posiciones ventrales y de pequeño tamaño, se ajusta a la tendencia general donde los ejemplares de talla reducida presentan un estado de desarticulación mayor, y debido a su talla deberían tener caracterizarse por elevado nivel de solapamiento (colapso de la carcasa, como vimos en el experimento). En el grupo de *Confuciusornis* presenta la misma tendencia pero sin identificarse variación en módulo locomotor anterior, posiblemente porque todos los ejemplares de este grupo pertenecen al mismo género. Dinosauria presenta varios aspectos importantes, y además, con muestra suficiente para hablar con seguridad estadística. Los ejemplares de mayor tamaño presenta estados de mínima desarticulación, tal y como describimos en el patrón general. Claramente vemos como por el contrario, los que presentan proporcionalmente extremidades posteriores mayores dentro de Dinosauria representan los grados mayores de desarticulación pero mínima ausencia. Este patrón diferencial viene dado por la tendencia que ya

describíamos en el Tafoespacio, donde los Dinosaurios presentan preferencialmente posiciones laterales. Crocodylomorpha, que mayoritariamente ocupa posiciones de enterramiento ventrales, presenta de manera pronunciada una tendencia similar a la del patrón general, donde el aumento de tamaño implica un descenso de la ausencia y también un descenso de la desarticulación. Pterosauria sin embargo presenta un patrón atípico donde a un mayor tamaño le corresponde un mayor solapamiento, sin alejarse de una mayor desarticulación. Esto podría estar relacionado, como mencionamos en el tafoespacio, con la existencia del “pteroide” que mantiene unidas fuertemente los elementos que componen el ala.

2.4.3 Resumen de Conclusiones

La relación entre las proporciones modulares y el estado de alteración bioestratinómica describe que:

1. Los ejemplares con un módulo proporcionalmente mayor (p. ej. anterior en las aves, y posterior en terópodos) presentan niveles más altos de desarticulación y ausencia, corroborando de esta manera los datos actualistas, donde de manera general se observa como un mayor tamaño produce una mayor desarticulación (ver **Tabla 8** y **Figura 21**).
2. Cuando el tamaño de los distintos módulos apendiculares de un organismo es similar (p. ej. saurópodo), el incremento de tamaño total del ejemplar se relaciona con una desarticulación y ausencia menor (p. ej. los huesos se hacen grandes y pesados), y con posiciones laterales de enterramiento.
3. Las posiciones ventrales de enterramiento se ven alteradas por el incremento diferencial de tamaño en los módulos locomotores, haciendo que los valores de desarticulación y ausencia sean mayores (la carcasa está más expuesta). Por otro lado, las posiciones laterales refuerzan la idea de que un mayor tamaño de individuo se correlaciona con una menor desarticulación (posición protectora).

| TAXA | POSICIÓN | n° | FACTOR BIOLÓGICO | DESARTICULACIÓN | AUSENCIA | SOLAPAMIENTO |
|-----------------|----------|----|------------------|-----------------|----------------|----------------|
| TOTAL | | 85 | t _m | -0,216* | -0,212 | 0,102 |
| | | 70 | (S) | 0,055 | 0,023 | -0,059 |
| | | 64 | (F) | 0,254** | 0,377** | -0,057 |
| | | 55 | (H) | 0,470** | 0,458** | -0,147 |
| | Ventral | 47 | t _m | -0,106 | -0,237 | 0,169 |
| | | 39 | (S) | 0,132 | 0,157 | -0,101 |
| | | 35 | (F) | 0,405* | 0,455** | -0,149 |
| | | 26 | (H) | 0,394* | 0,404* | -0,113 |
| | Lateral | 38 | t _m | -0,345* | -0,230 | 0,212 |
| | | 31 | (S) | -0,233 | -0,107 | 0,620 |
| | | 29 | (F) | 0,071 | 0,246 | 0,248 |
| | | 29 | (H) | 0,598** | 0,576** | -0,428* |
| AVES | | 34 | t _m | -0,019 | -0,114 | 0,346* |
| | | 25 | (S) | -0,086 | -0,007 | -0,280 |
| | | 28 | (F) | 0,511** | 0,598** | -0,470* |
| | | 21 | (H) | 0,253 | 0,341 | -0,397 |
| | Ventral | 20 | t _m | 0,009 | -0,149 | 0,499* |
| | | 15 | (S) | 0,210 | 0,300 | -0,342 |
| | | 17 | (F) | 0,460 | 0,568* | -0,183 |
| | | 9 | (H) | 0,033 | 0,217 | -0,300 |
| | Lateral | 14 | t _m | -0,094 | -0,086 | 0,191 |
| | | 10 | (S) | -0,600 | -0,434 | -0,030 |
| | | 11 | (F) | 0,090 | 0,326 | -0,363 |
| | | 12 | (H) | 0,419 | 0,427 | -0,454 |
| Ornithuromorpha | | 12 | t _m | -0,118 | -0,043 | 0,370 |
| | | 9 | (S) | -0,500 | -0,273 | 0,416 |
| | | 10 | (F) | 0,527 | 0,523 | -0,587 |
| | | 6 | (H) | 0,200 | 0,000 | -0,028 |
| | Ventral | 7 | t _m | 0,285 | 0,250 | 0,142 |
| | | 5 | (S) | 0,100 | 0,500 | -0,300 |
| | | 6 | (F) | 0,314 | 0,142 | -0,428 |
| | | 3 | (H) | - | - | - |
| | Lateral | 5 | t _m | 0,100 | -0,707 | 0,900* |
| | | 4 | (S) | - | - | - |
| | | 4 | (F) | - | - | - |
| | | 3 | (H) | - | - | - |

| | | | | | |
|----------------------------------|---------|-------|-----------------|-----------------|----------------|
| Enantiornithes | 10 | t_m | 0,321 | -0,345 | 0,187 |
| | 4 | (S) | - | - | - |
| | 8 | (F) | 0,095 | 0,833** | -0,142 |
| | 6 | (H) | -0,371 | 0,428 | -0,428 |
| | Ventral | 6 | t_m | 0,200 | -0,885* |
| | | 3 | (S) | - | - |
| | | 6 | (F) | -0,257 | 0,828* |
| | | 2 | (H) | - | - |
| | Lateral | 4 | t_m | - | - |
| | | 1 | (S) | - | - |
| | | 2 | (F) | - | - |
| | | 4 | (H) | - | - |
| Confuciusornithidae | 7 | t_m | 0,535 | 0,954** | 0,464 |
| | 7 | (S) | -0,428 | -0,729 | -0,214 |
| | 5 | (F) | 0,700 | 0,000 | 0,200 |
| | 4 | (H) | - | - | - |
| | Ventral | 7 | t_m | 0,535 | 0,954** |
| | | 7 | (S) | -0,428 | -0,729 |
| | | 5 | (F) | 0,700 | 0,000 |
| | | 4 | (H) | - | - |
| | Lateral | - | t_m | - | - |
| | | - | (S) | - | - |
| | | - | (F) | - | - |
| | | - | (H) | - | - |
| <i>Archaeopteryx</i>-like | 7 | t_m | 0,142 | 0,074 | -0,214 |
| | 6 | (S) | -0,371 | -0,215 | -0,142 |
| | 6 | (F) | 0,028 | 0,151 | -0,028 |
| | 6 | (H) | 0,257 | 0,394 | -0,085 |
| | Ventral | 1 | t_m | - | - |
| | | 1 | (S) | - | - |
| | | 1 | (F) | - | - |
| | | - | (H) | - | - |
| | Lateral | 6 | t_m | 0,085 | -0,030 |
| | | 5 | (S) | -0,900* | 0,500 |
| | | 5 | (F) | 0,200 | 0,335 |
| | | 6 | (H) | 0,257 | 0,394 |
| Dinosauria | 21 | t_m | -0,654** | -0,632** | 0,250 |
| | 20 | (S) | 0,105 | 0,222 | 0,233 |
| | 14 | (F) | 0,396 | 0,334 | -0,419 |
| | 18 | (H) | 0,777** | 0,672** | -0,236 |
| | Ventral | 8 | t_m | -0,642 | -0,718* |
| | | 7 | (S) | -0,142 | 0,468 |
| | | 5 | (F) | -0,700 | -0,205 |
| | | 7 | (H) | 0,285 | 0,612 |
| | Lateral | 13 | t_m | -0,602* | 0,104 |
| | | 13 | (S) | 0,116 | 0,020 |
| | | 9 | (F) | 0,518 | 0,576 |
| | | 11 | (H) | 0,874** | -0,585* |

| | | | | | | |
|--------------------------|---------|----|-------|----------------|----------------|---------------|
| Pterosauria | | 17 | t_m | 0,384 | 0,197 | -0,014 |
| | | 14 | (S) | -0,446 | -0,222 | -0,138 |
| | | 16 | (F) | -0,297 | -0,076 | -0,188 |
| | | 9 | (H) | -0,116 | 0,359 | -0,283 |
| | Ventral | 10 | t_m | 0,296 | -0,006 | -0,006 |
| | | 9 | (S) | -0,150 | 0,200 | -0,216 |
| | | 9 | (F) | -,0633 | -0,041 | -0,200 |
| | | 5 | (H) | -0,100 | 0,718 | -0,400 |
| | Lateral | 7 | t_m | 4,428 | 0,342 | 0,857* |
| | | 5 | (S) | -0,900* | -0,615 | -0,500 |
| | | 7 | (F) | -0,142 | -0,018 | -0,714 |
| | | 4 | (H) | - | - | - |
| Crocodylomorpha | | 6 | t_m | -0,637 | -,0869* | -0,257 |
| | | 6 | (S) | 0,202 | -0,028 | 0,600 |
| | | 3 | (F) | - | - | - |
| | | 4 | (H) | - | - | - |
| | Ventral | 5 | t_m | 0,974** | -0,872 | 0,300 |
| | | 5 | (S) | - | - | - |
| | | 2 | (F) | - | - | - |
| | | 4 | (H) | - | - | - |
| | Lateral | 1 | t_m | - | - | - |
| | | 1 | (S) | - | - | - |
| | | 1 | (F) | - | - | - |
| | | 0 | (H) | - | - | - |
| Lepidosauromorpha | | 5 | t_m | 0,700 | 0,600 | -0,300 |
| | | 4 | (S) | - | - | - |
| | | 2 | (F) | - | - | - |
| | | 2 | (H) | - | - | - |
| | Ventral | 3 | t_m | - | - | - |
| | | 2 | (S) | - | - | - |
| | | 1 | (F) | - | - | - |
| | | 1 | (H) | - | - | - |
| | Lateral | 2 | t_m | - | - | - |
| | | 2 | (S) | - | - | - |
| | | 1 | (F) | - | - | - |
| | | 1 | (H) | - | - | - |

Tabla 8. Análisis de las áreas. Daos obtenidos en los análisis de correlaciones no paramétricas entre los taxa de la muestra. Los espacios en blanco representan análisis donde el número de individuos no era estadísticamente significativo.

2.5

Estimación del tiempo de producción bioestratinómica

En los estudios criminalísticos el intervalo postmortem (PMI) hace referencia al tiempo transcurrido tras la muerte del individuo hasta que este es encontrado (Goff, 2000). Según los últimos estudios forenses existen varias maneras de aproximarse al conocimiento del periodo postmortem (Wehner, 2000): a) temperatura del cadáver, b) cambios morfológicos en las glándulas sudoríparas (Cingolani, 1994), c) actuación química de la actividad muscular de la pupila, d) estimulación muscular mecánica (Schuck, 1979) y eléctrica, e) medidas de presión de líquido en los tejidos durante el *livor mortis* (Hunnius, 1973), f) técnicas histológicas (inmunodetección de insulina en β -células pancreáticas, y detección thyroglobulina), y (g) análisis molecular de biomarcadores (Vass *et al.*, 2002). Edwards *et al.* 1987 proponen un método general para el cálculo del PMI, estimando lo que denominan “grado de días acumulados” (inglés, Accumulated Degree Days, ADDs). Por ejemplo, un cadáver (referido siempre a humanos) requiere 4 días (asumiendo una temperatura media diaria de 25°C) para obtener un valor de ADDs de 100 (calculado a través de la multiplicación del numero de días por la temperatura). Pero el problema de este método se plantea cuando un cadáver está a 5°C de temperatura diaria media durante 20 días, para lo cual estimaríamos un valor idéntico de ADDs. Más adelante, Vass *et al.* (2002) modifican este método proponiendo el análisis de la composición molecular diferencial durante la descomposición, en distintos órganos del cadáver (composición molecular sobre todo en hígado y riñón). Estos autores utilizan la técnica de pirólisis química (ver más adelante el apartado de conservación molecular) para estimar el CDHs (Cumulative Degree Hours, o grado de horas acumuladas), donde el PMI se calcula a través de rangos de temperatura calculados para intervalos de 12 horas. En un periodo de 24 horas donde la temperatura máxima diurna ha sido de 30°C, y la temperatura media nocturna 10°C, se estimaría un valor de CDH igual a 40 $((30+10)/2 = 20$ para el

periodo de 12 a.m. a 12 p.m., y $(10+30)/2 = 20$ para el periodo 12 p.m. a 12 a.m.).

Davis (1994, 1998) fue pionero en comparar estados de desarticulación descritos en el registro fósil de aves con los obtenidos en experimentos actualistas con carcasas, y también en desarrollar un modelo numérico con el que estandarizar de manera sencilla el proceso de descomposición en carcasas actuales. El modelo propuesto para aves actuales estima el intervalo postmortem a partir de la proporción entre la masa perdida durante la descomposición y la masa inicial. Lamentablemente, la aplicación del método de Davis, o los propuestos desde el ámbito forense, en ejemplares del registro fósil no es directa obviamente. Cuando nos referimos a ejemplares del registro fósil el concepto del tiempo difiere extremadamente. Algunos ejemplares pueden llevar muertos cientos de millones de años. Pero salvando las distancias, podríamos decir que el PMI de nuestros ejemplares fósiles, se extendería desde la muerte del ejemplar (tiempo y masa inicial) hasta su enterramiento final en el sedimento (tiempo y masa final), que detendría o minimizaría de esta manera, los procesos de dispersión (p. ej. desarticulación, ausencia y solapamiento), lo que definimos en el Capítulo 1, refiriéndonos a la producción tafonómica, como “tiempo efectivo” (Figura 3).

Para estimar el intervalo postmortem en un fósil debemos; (1) asumir que, en términos de alteración bioestratinómica (desarticulación, y ausencia), la pérdida de masa después del enterramiento, y la dispersión de huesos, ya no es relevante; (2) identificar las variaciones en la carcasas que demuestren una posible exposición subaérea, que la carcasas estuvo enterrada, o expuesta en agua, a través del estudio de la disposición angular de sus módulos (apartado 2.3); y (3) cuantificar la masa de cada ejemplar en el momento de inhibición total de la descomposición (p. ej. momento de enterramiento). Como vimos en la introducción de este capítulo, esta premisa es perfectamente aplicable si la muestra fósil que estudiamos esta extraída de yacimientos Konservat-Lagerstätten, donde la alteración bioestratinómica esta reducida prácticamente al mínimo. Además, estos afloramientos circunscribían el medio de producción a unas pocas pautas paleoecológicas (enterramiento rápido, trampas naturales, y rápida mineralización de tejidos)

Hasta ahora hemos visto que la descripción del estado de alteración de una carcasa actual o fósil, teniendo en cuenta; el medio de descomposición, el grupo biológico (al cual pertenece el ejemplar), la posición de enterramiento, y el estado de desarrollo biológico (edad), nos puede ayudar a inferir el estado y las condiciones ambientales en el que una carcasa fue enterrada. En este apartado planteamos una vía para la estimación del PMI en ejemplares del registro fósil, ofreciendo de

esta manera una visión más exacta del tiempo mínimo necesario para se lleven a cabo las alteraciones de la fase bioestratinómica. Este análisis desarrollado en los ejemplares de la muestra de aves fósiles, por ahora, sólo tiene carácter exploratorio. La metodología y los resultados descritos, no son concluyentes, y deben tomarse como referente o plataforma sobre los cuales plantear nuevas investigaciones, tanto experimentales como de análisis de ejemplares fósiles.

2.5.1 Muestra fósil

La muestra de las aves, esta compuesta al igual que en apartado anterior por un total de 39 ejemplares. Todos los ejemplares pertenecen al grupo de Aves: Ornithuromorpha (n = 13), Enantiornithes (n = 12), Confuciusornithidae (n = 7), y ejemplares del género Archaeopteryx (n = 5) o ejemplares basales cercanos a este género (n = 2). Tal y como mencionamos en la construcción del Tafoespacio existen ejemplares con valores atípicos de desarticulados debido a problemas en su excavación, como pueden ser dentro de Enantiornithes, *Noguerornis gonzalezi* (Lacasa, 1986), *Eoalulavis hoyasi* (Sanz *et al.*, 1996) y *Eocathayonis walkeri* (Zhou, 2002). Por esa razón, han sido retirados de este análisis.

2.5.2 Cálculo del PMI en el registro fósil

A partir de un experimento en condiciones ambientales reales (Davis y Briggs, 1998) midieron la pérdida de masa en carcasas de aves de diferentes especies y tamaños, formulando matemáticamente la influencia de factores ambientales como la temperatura en el proceso de descomposición (**Ecuación [1] y [2]**). Demostrando de esta manera, que la ratio de pérdida de masa es la variable más apropiada para describir el proceso de descomposición (ver %WR en **Tabla 3**, y **Figura 7**).

$$[1] \quad e^{-\lambda \Psi t} = W/W_0$$

$$[2] \quad \Psi = 0.12 e^{0.07 T}$$

$$[3] \quad \%WL = W / W_0 * 100$$

Ecuaciones [1, 2, y 3]: Ψ = constante de temperatura, λ = constante de descomposición, t = tiempo transcurrido antes del enterramiento, W = peso en el tiempo t , W_0 = peso en inicial antes de la descomposición; y %WL, porcentaje de masa perdida. Swift *et al.* (1979) describieron experimentalmente la relación entre Ψ y la temperatura (**Ecuación [2]**), donde: T = es la estimación de la temperatura del paleoambiente (°C).

Según las ecuaciones descritas para calcular el intervalo de tiempo postmortem en aves necesitamos:

1) Estimar la temperatura ambiental: Hemos revisado algunos de los estudios más recientes, donde se estiman datos paleoclimáticos globales y locales utilizando métodos numéricos ([Barron et al. 1994](#), [Haywood et al. 2004](#)), con la idea de ofrecer una estimación apropiada para cada uno de los ambientes descritos en los distintos yacimientos que incluye la muestra de Aves. Por un lado, [Haywood \(2004\)](#) propone un modelo climático para la localidad de Wealden (Cretácico Inferior, Barremiense, SE de Inglaterra) basado en una marcada estacionalidad (4-8 °C de media en la estación fría, y entre 36-40 °C en la estación cálida), con abundantes precipitaciones durante todo el periodo anual, y escasos intervalos de tiempo totalmente seco. En el caso de la Península Ibérica, también incluida en las estimaciones de esta publicación, la oscilación térmica anual es menos pronunciada, con una media de 20 °C para la estación fría y hasta unos 44 °C como media en la estación seca. Otros estudios proponen, que los yacimientos del Cretácico Inferior fueron depositados bajo condiciones globales (nivel planetario) de elevadas temperaturas, manteniéndose por término medio unos 20-22 °C ([Chivelet, 1999](#); [Scotese in PALEOMAP project, 2000](#); [Barron 1989](#)). Durante el Cretácico Inferior los Konservat-Lagerstätten de la Península Ibérica (Las Hoyas y El Montsec), y de la Formación Chamidiansi-Yixian (Jurásico Superior – Cretácico Inferior), se situaban en latitudes cercanas a los 25-30 ° en el del hemisferio norte. Los depósitos de la Península Ibérica estuvieron restringidos a ambientes tropicales o subtropicales, mientras que los depósitos de la formación Chamidiansi-Yixian lo estaban por climas más áridos ([Zhou, 2003](#); [Scotese en PALEOMAP project, 2000](#)). Conforme con lo expuesto por [Davis y Briggs \(1998\)](#) para el yacimiento de Solnhofen (Jurásico Superior), se estima una temperatura media del agua de 26 °C (lagoon), haciéndolo comparable con el ambiente de los everglades de Florida (donde ellos levan a cabo su experimento con carcasas de aves). Por otro lado, los ejemplares del yacimiento de Messel (Eoceno medio) fueron depositados también bajo una tendencia de altas temperaturas que se describe con similares valores que los propuestos para el Cretácico Inferior ([Chivelet, 1999](#)). Durante el Eoceno, el área de Messel se encontraba situada en latitudes similares a las de la actualidad, lo que caracteriza su paleoclima como templado.

En este ejercicio de estimación del PMI en ejemplares fósiles, utilizaremos el rango ente 20 y 26 °C (ver **Figura 21**), para calcular el valor de la constante de temperatura (Ψ). Este rango de temperatura representa el valor medio de la

temperatura bajo la cual se depositaron los ejemplares de Solnhofen, Chaomidianzi-Yixian, Las Hoyas-Montsec, y Messel. En este caso se utiliza el valor propuesto por Davis para la constante de descomposición ($\lambda = 0.14$, calculado interpolando datos en las curvas de sus resultados experimentales).

2) Masa inicial del ejemplar (W_0): Para estimar la masa biológica de los ejemplares utilizamos las fórmulas propuestas por Olmos (1988) (ver **Tabla 9**). En el trabajo de Olmos, a partir de pesos conocidos de aves actuales, se exploran las correlaciones de la masa con las diferentes longitudes máximas de los huesos que componen las extremidades (húmero, ulna-radio, fémur, tibia, tarsometatarso).

| Longitud del hueso (mm) | Relación | |
|-------------------------|--------------------------------|-----------------------------|
| | Longitud hueso / Masa Corporal | Coefficiente de correlación |
| Húmero | $y = 0.4621 \cdot x^{0.4305}$ | $r = 0.9543$ |
| Ulna | $y = 0.5976 \cdot x^{0.3935}$ | $r = 0.9052$ |
| Fémur | $y = 0.5659 \cdot x^{0.3424}$ | $r = 0.9365$ |
| Tibiotarso | $y = 1.0515 \cdot x^{0.3259}$ | $r = 0.9323$ |

Tabla 9. Modelos de regresión lineal extraídos de Olmos (1988). En las dos columnas se muestran las ecuaciones y los coeficientes de correlación de Pearson para la relación entre longitud de hueso largo y la masa corporal.

3) Masa en el momento de enterramiento (W): Por un lado, en el análisis de la dispersión (aparatado de Tafoespacio) calculamos los porcentajes de desarticulación, ausencia, y solapamiento con la finalidad de describir el estado de alteración de cada carcasa individualmente. Los resultados obtenidos hasta ahora, tanto experimentales como los realizados en ejemplares, inciden en la idea de que la pérdida de masa lleva asociado cierto grado de desconexión dentro de las unidades del esqueleto. Es por eso que, apoyándonos en esta premisa y en la **Ecuación [3]**, proponemos que el porcentaje de masa perdida (%WL) es una medida equiparable al porcentaje de desarticulación-ausencia (% D-A), y puede ser utilizado en la estimación de la cantidad de masa que queda en el momento de enterramiento según la **Ecuación [4]** (obtenida al sustituir % WL por % D-A y despejar W).

$$[4] \quad W = [(\% \text{ D-A}) / 100] * W_0$$

Por otro lado, [Prange et al. \(1979\)](#) describen la covariación entre la masa del cuerpo y la masa del esqueleto (W_{sk}), a partir de los pesos de 311 ejemplares de aves (descrito en [Calder, 1984](#)) (ver **Ecuación [5]**). Combinando las ecuaciones de regresión de [Olmos \(1988\)](#) con la **Ecuación [5]**, calculamos el peso del esqueleto de cada ejemplar fósil, lo que establecerá el porcentaje máximo de pérdida de masa o estado de eskeletonización (ver más adelante líneas discontinuas representando el estado ideal de eskeletonización de las carcasas en **Figura 22**).

$$[5] \quad W_{sk} = 0.65 * (W_0)^{1.07}$$

2.5.3 Resultados

En la **Figura 21** se muestran los valores del intervalo postmortem (PMI) estimados para la muestra fósil de aves (gráfico bivalente en la parte superior de la figura), para el rango de temperatura 20 – 26 °C (rango medio de temperatura para los diferentes ambientes propuestos para los yacimientos). Los valores máximos alcanzados por los ejemplares de la muestra no sobre pasan los 25 días de descomposición, y de manera general es apreciable que la mayoría de los ejemplares de la muestra, alrededor del 88 %, no sobrepasan los 15 días de descomposición. Es por eso, que en la parte inferior de la **Figura 21** amplificamos la zona que comprende los primeros 4 días (96 horas) de la descomposición. Acompañando a este gráfico (ver parte inferior de la figura) localizamos los dibujos esquemáticos de ejemplares de un mismo grupo biológico (todos pertenecen al género *Archaeopteryx*). De esta manera, se evidencia como el estado de alteración de la carcasa está en concordancia con el tiempo de descomposición. Según [Davis \(1994, 1996\)](#) estos ejemplares formarían de manera individual los estados de dispersión dentro de la secuencia establecida para la alteración bioestratinómica de los distintos afloramientos de Solnhofen, donde las carcasas más alteradas se corresponden con los ejemplares que sufrieron un periodo de flotación más prolongado.

Si tenemos en cuenta las distintas localidades seleccionadas en el análisis podremos establecer la relación entre el tiempo de enterramiento descrito en cada localidad, con la identidad tafonómica particular de cada una de ellas (**Figura 22**). El tiempo medio de enterramiento (o final de la descomposición), en la localidad de Solnhofen, oscila de manera general entre 1 y 14 días aproximadamente. Como podemos ver en la **Figura 21** sólo el ejemplar de *Archaeopteryx lithographica* (Londres) supera los dos días de descomposición, diferenciándose claramente en el un estado elevado de desarticulación (ver fotografías al pie de la **Figura 21**). En

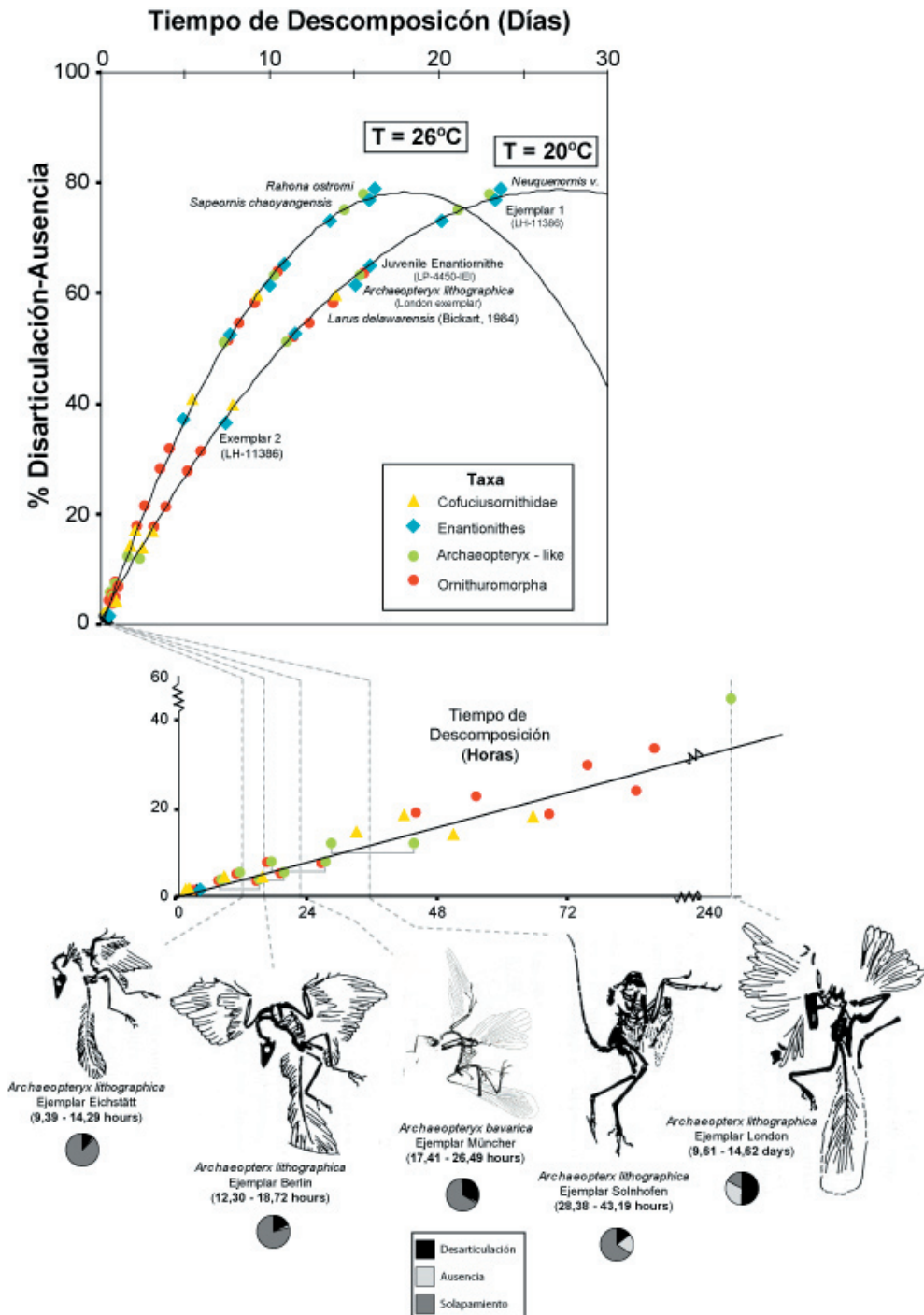


Figura 21. Representación de los valores de PMI (intervalo postmortem) para los ejemplares de la muestra de Aves. En la parte inferior se detallan los valores de PMI para las primeras 72 horas de la descomposición y se representan los distintos ejemplares del genero *Archaeopteryx* donde se puede observar que a medida que aumenta el tiempo de alteración postmortem, mayor es el porcentaje de desarticulación y ausencia, y van desapareciendo las torsiones en el esqueleto.

el caso del yacimiento de Messel, los periodos de descomposición son similares, aunque la media de grupos esta desplazada, alcanzándose claramente los 5 días de descomposición previa al enterramiento. Con valores superiores de PMI encontramos los yacimientos de chinos y los de la Península Ibérica. Los ejemplares de la familia Confuciusornithidae (Formación Chaomidianzi-Yixian) alcanzan valores medios de PMI cercanos a los 6 días de media, y se distingue claramente como ejemplares de pequeño tamaño mantienen valores de PMI muy pequeños (p. ej. *Liaxisornis delicates*, y *Protopteryx fengningensis*), y los ejemplares de mayor tamaño alcanzan valores máximos (p. ej. *Sapeornis chaoyangensis*, y *Confuciusornis sanctus* GMV-2132). Los valores medios de los PMI en los distintos yacimientos de la Península Ibérica destacan sobre los demás grupos, presentando tiempos mayores de descomposición. La descomposición media alcanza casi los 15 de días de extensión describiéndose

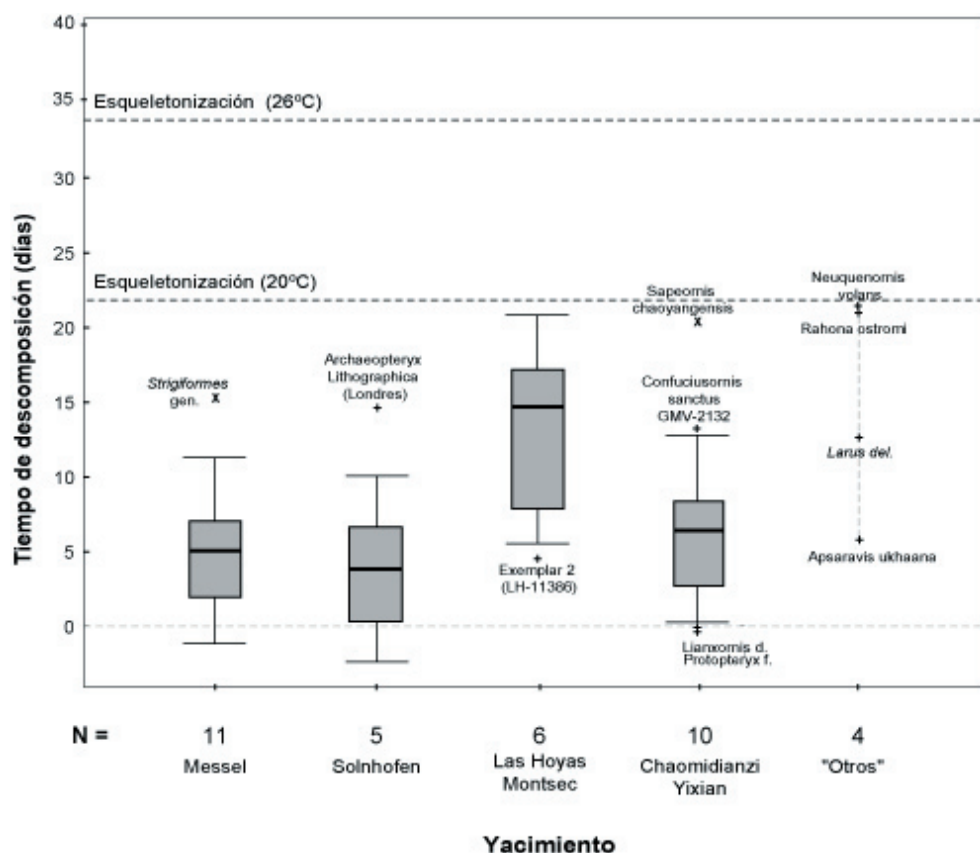


Figura 22. Diagrama de cajas donde se muestran los valores medios de tiempo de alteración postmortem (PMI) según sea el origen sedimentario. El grupo otros está formado por diferentes ejemplares de distinto grupo taxonómico, alguno de los cuales tiene origen tafonómico conocido (*Larus delawarensis*, Bickart 1984), y puede ser utilizado como comparación externa con los demás afloramientos.

elevados grados de desarticulación tal y como discutimos en el aparatado anterior. Sólo el ejemplar denominado (LH-11386, Ejemplar 2) se escapa al patrón de finido principalmente por la aves enantiornitas del yacimientos de la P. Ibérica.

La muestra incluye ejemplares de otras localidades que nos servirán como grupo externo de comparación (grupo “otros” en la **Figura 22**). Un ejemplar interesante es *Larus delawarensis*, ya que ha sido extraído de los estudios experimentales desarrollados en ambiente fluvial por [Bickart \(1984\)](#) (estudio de la influencia de las corrientes en la dispersión de elementos óseos). Este ejemplar presenta un elevado porcentaje de desarticulación y ausencia, como vimos en el aparatado anterior, seguramente relacionado con la alta energía del medio donde se descompuso. Según este análisis su PMI se situaría alrededor de 11 días. Otro ejemplar *Neuquenornis volans* (Río Colorado, Patagonia), presenta un estado de desarticulación similar, y su PMI se localiza por encima de los 20 días. Pero en este caso, los niveles de ausencia (también elevados), la posición del ejemplar, y la orientación de sus extremidades (ver **Figura 18**) lo sitúan en una situación completamente diferente (p. ej. posible carroñeo).

2.5.4 Discusión

A lo largo del todo el Capítulo 2 hemos descrito como el proceso de descomposición depende en gran medida de los factores ambientales (temperatura, existencia de agua en el medio), y de factores intrínsecos a los organismos (tamaño, madurez). Ambos factores marcan las pautas y diferencias dentro del proceso de descomposición bioestratinómica. De manera general concluíamos que los factores intrínsecos a los organismos regulan los la extensión temporal de las distintas fases postmortem, y los factores externos modulan la intensidad con la que estas fases se producen (p. ej. los ejemplares en agua sufrían más alteración por término medio). También vimos que la conservación de los ejemplares de yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten se origina en base a unas pocas pautas ecológicas (rápido enterramiento, trampas naturales, y rápida mineralización) ([Allison 1988a](#), [Briggs, 2003](#)), haciendo que la característica típica de este tipo de depósitos sea el corto periodo de exposición bioestratinómica. Estas condiciones restrictivas, que hacen comparable el proceso de fosilización de toda nuestra muestra, nos permiten extrapolar los datos obtenidos del análisis de la descomposición de carcasas actuales ([Davis y Briggs, 1998](#)), y plantear el análisis del tiempo de descomposición postmortem (PMI) en ejemplares fósiles. Este estudio preliminar también se fundamenta en las observaciones experimentales: 1) tan sólo fueron necesarios 18 días para alcanzar un porcentaje medio de pérdida de

masas alrededor del 75 % del peso inicial (temperatura media durante el experimento de 24,5°C, y una oscilación media diaria entre 12,24°C y 42,11°C); 2) para intervalos de tiempo similares, diferentes medios de descomposición producirán estados de pérdida de masa diferentes (**Tabla 3**, apartado de actuotafonomía); 3) la variación de masa durante la descomposición está íntimamente relacionada con el aumento en el porcentaje de desarticulación-ausencia (**Figura 6A-C**).

La cuantificación del tiempo de descomposición (o de producción), sumado a lo expuesto en los anteriores apartados del Capítulo 2, nos permite proponer explicaciones más parsimoniosas, para describir el proceso de producción de un fósil, que las hasta ahora propuestas sobre las circunstancias de muerte que produjeron las alteraciones descritas en nuestros ejemplares fósiles.

Por ejemplo, la mayoría de las hipótesis propuestas para explicar los patrones de alteración en los ejemplares de *Archaeopteryx* se relacionan exclusivamente con la acción de factores externos: deshidratación por hipersalinidad o por la acción del Sol, tormentas, envenenamiento, y descarnamiento (ver resumen en [Davis 1996](#)). Como vimos en el apartado de actuotafonomía (apartado 2.1), el descarnamiento de una carcasa (es decir la rápida esqueletonización del mismo), permite que se adquiera curvatura en el cuello (hacia atrás), descrita por Davis como “posición del ciclista”. Los resultados de la estimación del PMI nos indican que los ejemplares de *Archaeopteryx*, por término medio, no han tenido tiempo suficiente para ser esqueletonizados (al menos necesitaría 15 días para perder toda la masa, ver **Figura 21**). Como explicamos en los resultados estos ejemplares debieron ser enterrados a los 4-5 días. Según los datos experimentales sabemos que en medio acuático a temperaturas similares las carcasas de *Archaeopteryx* todavía estarían en *rigor mortis* (hasta 7 días, ver **Figura 6C**, y apartado 2.1), pudiendo ser esta la razón de la torsión del cuello, siempre amplificada claro está, por el efecto de elevada salinidad del lagoon. Esta hipótesis del *rigor mortis*, encajaría con una paulatina desaparición de la torsión, y por otro lado, con el aumento de la desarticulación debida a la relajación en los tejidos, tal y como mostramos en los ejemplares de la **Figura 21**. Del experimento también extrajimos que a medida que desaparece el *rigor mortis*, las carcasas expuestas en agua acumulan gas que tras ser expulsado provoca el comienzo de la desarticulación de la carcasa. Alrededor del día 14–15 la carcasa comienza a separarse en unidades que quedan laxamente conexas dentro de la columna de agua. El ejemplar de *Archaeopteryx lithographica* de Londres (9,61-14,62 días de descomposición), representaría este estado final donde incluso se han perdido partes anatómicas debidas a la desarticulación. Algunos ejemplares

extraídos de la muestra de Messel (*Messelornis cristata*, en la **Figura 19B**) presentan valores de desarticulación similares a los de *Archaeopteryx* e incluso las posiciones parecen estar vinculadas a un mismo patrón de alteración postmortem. Presentan el mismo tipo de rigidez que *Archaeopteryx lithographica* de Eichstätt (9,39-14,29 horas), manteniendo, tal y como señalamos en la variación angular (**Figura 18**), la cabeza y el cuello por detrás del cuerpo y con evidencias de torsión, las extremidades anteriores están replegadas sobre el cuerpo, y las patas estiradas.

En contraposición, los ejemplares de la P. Ibérica con valores elevados de PMI, dan a entender que han sido sometidos a periodos de exposición bioestratinómica más largos (pero inferiores a 25 días). Como vimos en el apartado experimental, los ejemplares de pequeña talla no se veían igualmente afectados que los de mayor tamaño bajo las mismas condiciones. En exposición subaérea, los de gran tamaño sufrían más distorsión debido a la mayor variación en volumen (mayor volumen de gas acumulado de la descomposición). Pero lo que si quedó plasmado de forma tajante (ver apartado de actuotafonomía), que ambos grupos sufrieron severas desarticulaciones en la región del cráneo debidas a la acumulación de gas. Esta puede ser una buena hipótesis para explicar por qué en los ejemplares de aves de Las Hoyas, todos de pequeña talla, ninguno conserva la cabeza, e incluso siendo su nivel de desarticulación bajo (*Iberomesornis*, *Concornis*, y Ejemplar 2 LH-11386).

En el caso de la Formación Chaomidianzi-Yixian, los ejemplares están mayoritariamente agrupados por debajo de los 4 días, lo que realmente significa un tiempo de descomposición media muy corto. La propuesta general para la formación de estos depósitos está asociada a la alternancia de series depositadas bajo un régimen lacustre, con eventos volcánicos periódicos ([Barret, 2000](#)). Probablemente sean estos periodos de actividad volcánica los que estén marcando las pautas de alteración y conservación, donde eventuales procesos catastróficos de enterramiento podrían explicar este dato tan reducido en los periodos de exposición bioestratinómica. Además esto explicaría como ejemplares de distinto tamaño, y posiblemente de distinto sexo, aparecen conservados en las mismas posiciones, y con similares patrones de conservación en sus tejidos.

Los resultados obtenidos en este trabajo preliminar sobre el cálculo del PMI en ejemplares del registro fósil, nos ha permitido proponer y testar hipótesis sobre el proceso bioestratinómico al cual fueron sometidos los ejemplares de la muestra. Es verdad, que por sí sólo, los datos de un intervalo de tiempo, no nos ofrecen *a priori* gran información, pero su combinación con la información extraída de experimentos actualistas, la descripción de los estados de dispersión, y la variación angular en la

posición de enterramiento, nos proporciona una herramienta muy útil a la hora de inferir cualquier dato paleobiológico o paleoecológico.

2.5.5 Resumen de Conclusiones

1. El porcentaje de desarticulación puede ser utilizado como estimador de la masa en el momento de enterramiento, ya que de alguna manera el porcentaje de desarticulación indica la cantidad de transformación bioestratinómica que se ha producido en cada carcasa.
2. El tiempo medio de enterramiento en los yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten oscila entre pocas y alrededor de 25 días como máximo. En el caso particular del yacimiento de las Hoyas se obtienen los valores más elevados alrededor de 15 días de media. Este dato coincide con el propuesto para reptiles y decápodos del yacimiento inferidos a partir de estudios experimentales (20 días).
3. De manera general, los ejemplares de los distintos yacimientos parecen cumplir que el tiempo de enterramiento es por término medio inferior al tiempo de esqueletonización completa de la carcasa.
4. El tiempo medio de enterramiento en la localidad de Solnhofen (Alemania) oscila entre 1 y 14 días aproximadamente. En el caso del yacimiento de Messel, los periodos de descomposición son constantes, alcanzándose claramente los 5 días de descomposición previa al enterramiento. Con valores superiores de PMI encontramos los yacimientos de chinos (Formación Chaomidianzi-Yixian) y los de la Península Ibérica (las Hoyas y El Montsec), las media rondan los 6 días, y casi los 15 de días de extensión respectivamente.
5. Los datos obtenidos no aportan información sobre la posible causa de muerte en los ejemplares de *Archaeopteryx* (Davis, 1996; Davis y Briggs, 1998), pero si nos ofrece una explicación plausible para la posición muerte. Es posible que la mayoría de estos ejemplares se enterraran durante las primeras horas de la etapa postmortem, concretamente antes de 48 horas, con lo que es posible que todavía estuviesen en fase de *rigor mortis* cuando fueron enterrados. Esto podría explicar parte de las torsiones encontradas en el esqueleto, teniendo siempre en mente el efecto amplificador debido a que la carcasa estuviese sumergida en agua.

Capítulo 3

Fosildiagénesis.
Caracterización de la
conservación

3.1

Introducción

En el Capítulo 3 se analiza la conservación de rasgos biológicos, histológicos y de los elementos orgánicos (Briggs *et al.* 2000). El registro fósil está mayoritariamente formado por fósiles con partes biomineralizadas (p. ej. huesos de vertebrados, conchas de moluscos, esqueleto de equinodermos, y exoesqueletos de artrópodos), siendo por otro lado excepcional la conservación de tejidos blandos, y habitualmente condicionada a una rápida inhibición de la descomposición (concepto de Konservat-Lagerstätten, Seilacher, 1970, Allison, 1988b). Según Seilacher (1985), suelen conservarse mejor los organismos descompuestos o producidos en ambientes acuáticos (marinos o terrestres), ya que así se favorece la circulación de iones: disolución y difusión de iones que intervienen en la conservación.

Durante los últimos años el estudio de tejidos blandos ha proyectado información muy interesante sobre los agentes y condiciones de los ambientes de producción del pasado (Briggs, 1995; Briggs y Kear, 1993; Briggs *et al.*, 1997; Briggs 2003). El proceso principal que regula la conservación de tejidos blandos es la descomposición aeróbica y anaeróbica, tanto el tiempo como la cantidad de descomposición (Allison, 1988a; Briggs, 2003). Por ejemplo, cuanto mayor sea el tiempo de exposición a la oxidación de la materia orgánica, menor será el potencial de fosilización, y por lo tanto menor será su conservabilidad (Briggs y Kear, 1993, ver también apartado de actuaotafonomía). Como se señaló el enterramiento es el principio de la inhibición de la descomposición, pues si sucede, decrece la tasa la descomposición continúa a una tasa inferior (Rodríguez y Bass, 1985). Es por tanto la mineralización de los tejidos, producida en la fosildiagénesis temprana, la que realmente inhibe este proceso de descomposición (Allison, 1988a).

En este apartado, utilizando ejemplares desechados de las excavaciones del yacimiento de Las Hoyas (Cuenca), se evalúa el estado de conservación de los tejidos, tanto mineralizados como blandos. Este afloramiento fosilífero, catalogado como Konservat-lagerstätten, está formado en su totalidad por depósitos continentales del

Cretácico Inferior (Barremiense, 125 Ma) pertenecientes a la Formación Calizas Litográficas de La Huérguina. El objetivo de este estudio es caracterizar los procesos de degradación de los restos fósiles. Para ello se ha elegido una muestra de los taxa más abundantes en las asociaciones de Las Hoyas (ver Registro Fósil en Capítulo 1). Esta muestra compuesta por *Montsechia vidali*, *Austrapotamobius* gen., escama de Amiiforme, peces teleósteo (Leptolépidos), junto con los estudios previamente realizados en el dinosaurio *Pelecanimimus polyodon* permitirán evidenciar la conservación diferencial por taxa. Así pues, en primer lugar hemos estudiado la estructura (externa e interna) y composición molecular de los tejidos biomineralizados y blandos presentes en la muestra. En segundo lugar, se detallan las características histológicas del hueso de taxones vertebrados de Las Hoyas, centrándonos por un lado, en la particular histología del grupo de las Enantiornithes. Algunos resultados nos permitirán realizar algún tipo de inferencias paleobiológicas del Ecosistema de Las Hoyas.

3.2

Conservación de Tejidos

3.2.1 Conservación de tejidos Biomineralizados

En el conjunto de los organismos que componen el reino animal existen muchos tipos de tejidos mineralizados. Los caparazones de artrópodos, conchas de bivalvos, escamas de peces y reptiles, dientes, y distintos tipos de hueso, son algunos ejemplos de los diferentes tejidos biomineralizados que podemos encontrar en el registro fósil. Especialmente, dentro de la tafonomía de vertebrados, nos interesa caracterizar la conservación de los restos óseos debido al gran volumen que representan dentro del conjunto de los elementos registrados (ver apartado de registro fósil en Capítulo 1). La fosilización de tejidos biomineralizados como puede ser el hueso, es un proceso complejo en el que todavía existen muchos aspectos que no se conocen de manera detallada. Durante la fosilización, el proceso de recristalización mineral hace diagenéticamente más estable al hueso y provoca que la transformación mineral se ralentice. La actividad de los microorganismos descomponedores es la responsable de la alteración en la estructura del hueso, tanto en superficie como en la estructura interna (Ubelaker, 1997; Davis, 1997; Collins *et al.*, 2002). La bioerosion, puede definirse según sea la actividad sobre el hueso: (a) reemplazamiento total o parcial de sustancias llevadas a cabo por cianobacterias endolíticas, algas, hongos, esponjas, poliquetos, insectos, y plantas vasculares; (b) abrasión mecánica debida a la actividad de rádulas o dientes de moluscos, peces, y equinoideos (Davis, 1999).

Según los patrones de alteración descritos en el hueso, se reconocen dos fases en la diagénesis (Pfretzschner, 2004, **Figura 23**). La fase temprana, desarrollada en un ambiente dominado por la existencia en el medio de los productos de la descomposición aeróbica de la materia orgánica, que estaría caracterizada a su vez por tres fases: (1) intensa actividad de microorganismos saprofitos, (2) descomposición química del colágeno, y (3) aparición de microfracturas en el sistema Haversiano si este existiese (Pfretzschner, 2004; ver también Cuezva y Élez, 2000). Durante esta fase temprana de la fosildiagénesis es común que los iones de hierro (Fe^{3+}) y azufre (H_2S), provenientes





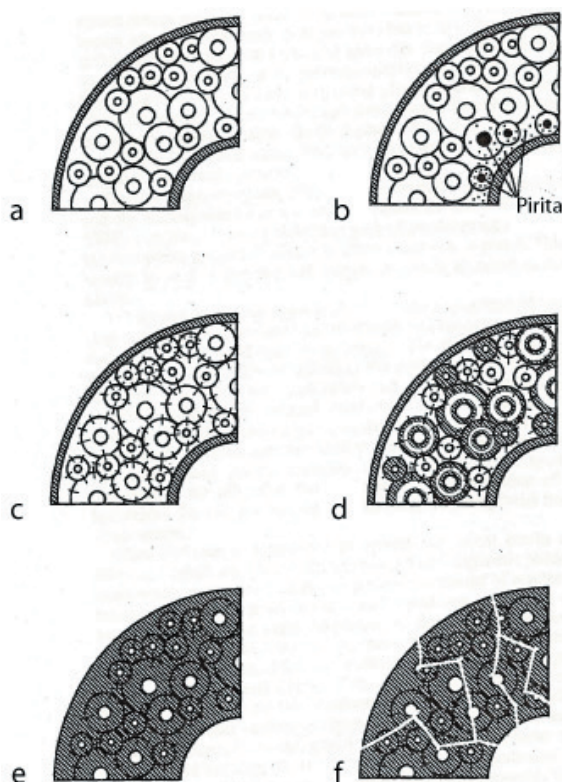
| Fosildiagénesis Temprana | | | Fosildiagénesis Tardía |
|---|---|---|--|
|  |  |  |  |
| Actividad Microbiana | Descoposición del Colágeno | Microfracturas radiales (canales de Havers) | Reacciones Inorgánicas |
| pH 8-10 Eh -200mV | pH 8-10 Eh 0mV | pH 8-10 Eh controlado por el medio | pH 8-10 Eh controlado por el medio |
| Formación de Pirita (primera generación) | | | Formación de Pirita pH dependiente |
| | | | Precipitación de hidróxido de Hierro y transformación en geotita y hematita |
| | | | Precipitación de hidróxido de Manganeso y transformación en Piroluxita |
| | | | Formación de Calcita y Sílice |

Figura 23. Alteraciones fosildiagenéticas. A) Etapas de la fase fosildiagenética propuestas por [Pfretzschner, 2004](#), donde se diferencia claramente fosildiagénesis temprana, caracterizada por el predominio en el medio de descomposición, de las sustancias de la descomposición de la materia, y fosildiagénesis tardía, donde se produce la precipitación de minerales diagenéticos debido a las condiciones ambientales de la matriz del sedimento. B) Principales modificaciones producidas en las distintas fases alteración fosildiagenética del hueso (página siguiente, [Pfretzschner, 2000](#)). Este estudio describe las alteraciones en distintos grupos de vertebrados fósiles (mamíferos, dinosaurios, reptiles lepidosauromorfos, tortugas, y peces) (ver también [Cuezva y Elez, 2000](#)). Las zonas en blanco identifican el hueso nativo, y las zonas grises las partes de hueso recrystalizado: (a) Actividad microbiana incipiente, (b) formación de pirita (el Fe proviene de la descomposición de la sangre), (c) aparición de fracturas radiales en el hueso haversiano, (d) se incrementa difusión y aumenta la tasa de recrystalización, (e) recrystalización total, (f) fracturas tafonómicas en todo el hueso por estrés tectónico.



respectivamente de la descomposición de la sangre y de las proteínas de los tejidos, promuevan la formación de una primera generación de pirita. Posteriormente, en la fase tardía de la diagénesis, que se caracteriza por estar influenciada por los factores ambientales (características químicas del suelo), comienza la difusión de iones hacia el interior produce la recrystalización y la permineralización del hueso. En esta segunda fase se producirá la precipitación de compuestos como calcita y sílice. La incorporación de elementos en la composición del hueso original puede suceder en base a tres mecanismos principales: (a) sustituciones isomórficas dentro de la estructura del apatito, (b) precipitación de minerales secundarios en poros y cavidades medulares, y (c) acumulación de minerales por procesos mecánicos en los poros y en fracturas por compactación del sedimento adyacente (fracturas tafonómicas, ver estado f en **Figura 23B**) (Merino, 2000).

Estructura externa e interna de tejidos biomineralizados en ejemplares de Las Hoyas (Barremiense, Fm. La Huérguina, Cuenca).

Hemos analizado la estructura de tejidos mineralizados de varios taxones incluidos dentro de la colección de Las Hoyas: exoesqueleto de artrópodos (del género *Austrapotamobius*); escama de pez holósteo (Amiiformes); hueso de teleósteos primitivos; hueso de vertebrados (anfibios, tortugas, lepidosauromorfos, cocodrilos, dinosaurios, y aves concretamente del grupo de las enantiornitas).

La **Figura 24** y **Figura 25** muestra los ejemplares donde se han analizado el tejido biomineralizado. Por un lado, la superficie de color rojizo del exoesqueleto de *Austrapotamobius* (**Figura 24A**), presenta un aspecto irregular y granulado, donde no parece existir evidencia alguna de cualquier alteración significativa (**Figura 24B**, obtenida en el microscopio ambiental de barrido, en el servicio Princeton Gamma-Tech, New Jersey, USA). Por otro lado, la escama Amiiforme, de coloración variable entre marrón oscura y rojiza, se compone de unidades radiales que se extienden a lo largo de todo el campo posterior de la escama (zona que se orienta hacia la parte caudal del organismo y queda tapada al imbricarse con las demás escamas) (**Figura 24C y D**, detalle de la superficie). Cuando aumentamos la imagen para verla con más detalle observamos una superficie similar a la descrita para el cangrejo, aunque es esta ocasión la granulación sea mayor (**Figura 24E**). En el caso del hueso de pez, nos encontramos con una superficie totalmente diferente (**Figura 24F y G**). Horadadas en la superficie del hueso se distinguen cavidades (impresiones negativas), la mayoría en forma de semiesfera (aunque también las hay más alargadas), que debido al tamaño sólo pueden haber producido por la acción de bacterias (cocoides en este caso). Estas estructuras en ningún caso forman parte de la estructura biológica del hueso, como lo serían por ejemplo, poros de la superficie de hueso inmaduro, orificios de vasos nutricios, etc. Hemos analizado la superficie del hueso de otros ejemplares y no hemos encontrado este patrón de impresiones.

También hemos analizado la estructura interna del hueso en varios ejemplares de otros grupos de vertebrados (anfibio, tortuga, lagarto, cocodrilo, dinosaurio, y ave, **Figura 25**). Para ello realizamos cortes histológicos en varios ejemplares de vertebrados extraídos del yacimiento de Las Hoyas (ver metodología del apartado de Paleohistología). El nivel de conservación interna del tejido óseo es excepcionalmente bueno, identificándose en todos ellos estructuras como anillos de crecimiento, lagunas osteocíticas, e incluso los canalículos que salen de las lagunas celulares. Según explicamos en la introducción de este apartado, durante el proceso de fosilización el

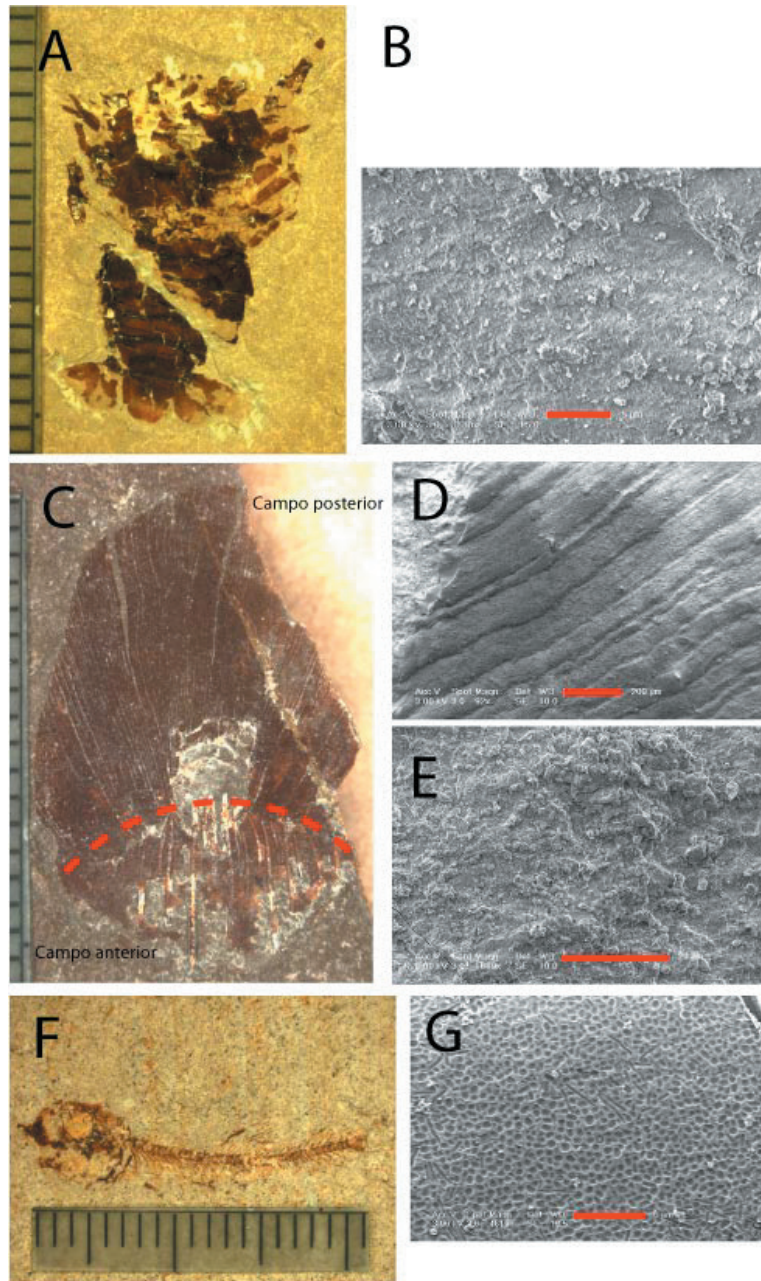


Figura 24. Análisis de tejidos mineralizados. A) Exoesqueleto de *Autrapotamobious* (OLH-3); B) Detalle de la superficie del exoesqueleto del ejemplar LH-50.083 obtenido al microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barra roja 5 µm); C) Escama del genero *Amiiforme* (Holósteo) (ejmplar LH-50.081). EL campo posterior es visible cuando la escama está en posición anatómica, mientras que el campo anterior queda tapado por las demás escamas imbricadas; D) y E) Detalles de la superficie de la escama a distintos aumentos en el ESEM (Barras rojas 200 µm y 20 µm); F) Pez teleosteo (LH-50.085); y G) Detalle de la superficie del hueso en ejemplar LH-50.085. En superficie se observan impresiones negativas posiblemente producidas por la acción de un “biofilm” bacteriano (Barra roja 5 µm).

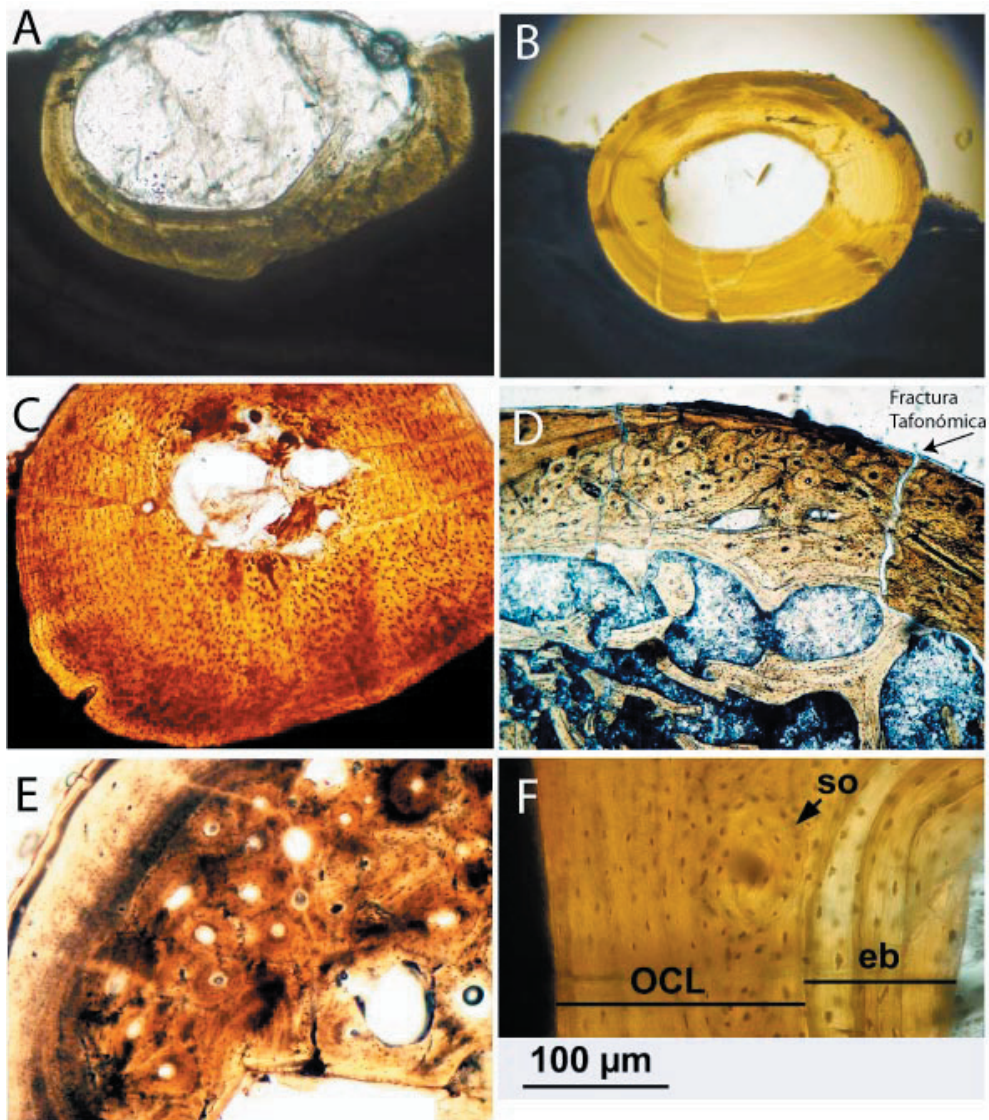


Figura 25. Cortes histológicos de los distintos grupos de vertebrados de la colección fósil de Las Hoyas (Cretácico inferior, Cuenca) (todos son cortes transversales). A) Tibia de anfibio (Discoglossidae-LH 394a) (x10); B) Tibia de reptil diápsido (Lepidosauromorfo LH-22399, probablemente perteneciente a la especie *Scandensia ciervensis* descrito por Evans y Barbadillo, 1998) (x5); C) Fémur de reptil anápsido (Chelonia LH-21901) (x10); D) Húmero de cocodrilo Neosuchia LH-17325 (x5); y E) Costilla de dinosaurio Ornithomimosauridae (*Pelecanimimus polyodon*, LH-7777) (x10), en Pérez-Moreno et al. 1994; y F) Tasometatarso de Ave (c.f. *Concornis lacustris*, LH-21006a/b, Sanz et al. 1995). De manera general no parece existir alteración severa de hueso debida a la acción de microorganismos, y si parece haberse depositado mineral en los poros naturales del hueso tal y como describe Merino (2000) (cavidad medular, canales vasculares, estado b en Figura 23B). De manera particular se podrían distinguir algunas microfracturas leves en la estructura interna del hueso de cocodrilo y dinosaurio (estado c de la Figura 23B). En el caso del cocodrilo reconocemos una gran fractura que evidentemente es tafonómica (posterior a la recristalización lo que se correspondería con el estado f de la Figura 23B)

hueso puede verse afectado estructuralmente en la fase fosildiagenética. Es posible que el hueso de estos ejemplares se viese alterado en superficie bien por la acción de los factores ambientales, bien por la acción de las bacterias de la descomposición (tal y como vimos en la **Figura 24G**). Pero en ninguno de ellos se distinguen estructuras de alteración evidentes, como pueden ser por ejemplo, las microfracturas en el sistema de Havers (descritas por [Pfretzschner, 2004](#), y esquematizadas en la **Figura 23**).

3.2.2 Conservación de tejidos blandos

En el caso de tejidos no biomineralizados como músculo, piel, órganos, también es posible llegar a diferenciar estructuras microscópicas como las descritas en los tejidos biomineralizados (recordar erosión producida por bacterias, lagunas osteocíticas o canalículos de la estructura interna del hueso, etc.). Tal y como ya describimos al principio de esta investigación, en la mayoría de ocasiones, la conservación con más o menos detalle de tejidos blandos, se asocia a depósitos tipo Konservat o Konzentrat-Lagerstätten. Según [Briggs \(2003\)](#) existen tres vías principales para su conservación: a) “trampas de preservación”, principalmente de asfalto (el depósito más conocido es el Rancho La Brea, Los Ángeles, USA), donde se conserva sólo la forma de los tejidos blandos pero no su estructura interna ([Stankiewicz et al., 1997](#); [Shaw, 2001](#)), ámbar, donde los tejidos permanecen intactos sin cambio alguno en la estructura y/o composición ([Martínez-Delclós et al., 2004](#)), y permafrost; b) “permineralización” donde la conservación se produce por una temprana infiltración de agua cargada de minerales en los tejidos, dando como resultado su petrificación mayoritariamente en forma de calcita y sílice. Este tipo de conservación es típico en el proceso de fosilización de plantas, ya que éstas son mucho más resistentes a la descomposición que los tejidos animales; c) “Mineralización Autogénica o Replicación”, donde las bacterias implicadas en la descomposición, replican estructuras orgánicas o tejidos con gran resolución (p. ej. musculatura en tres dimensiones, [Briggs et al., 1997](#); [Briggs y Kear, 1993a](#); [Wilby y Briggs, 1997](#)). Experimentos llevados a cabo en condiciones controladas (Actuotafonomía), demuestran que este tipo excepcional de conservación esta ligada a la naturaleza de la actividad de los microorganismos, disponibilidad de iones, y a la naturaleza del organismo que está fosilizando ([Briggs y Kear, 1993a](#)).

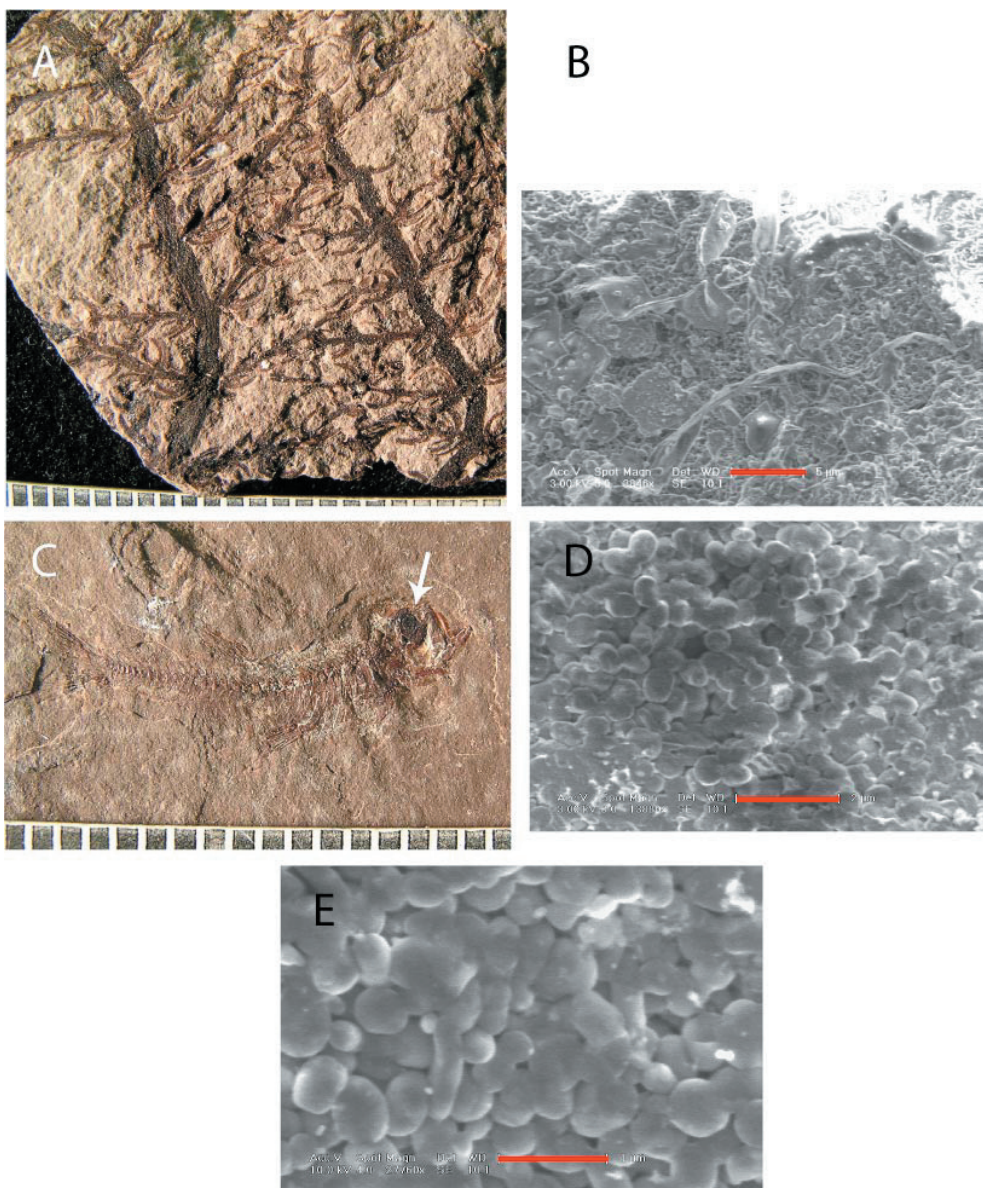


Figura 26. Análisis de tejidos no mineralizados. A) cutícula vegetal de *Montsechia vidalii* (LH-50.082); B) Detalle de la superficie de la cutícula vegetal del ejemplar LH-50.082 obtenida al microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barra roja 5 µm); C) Pez teleosteo (LH-50.087) donde se distingue la preservación de tejidos blandos Como el glóbulo ocular; D) y E) Detalles de la superficie del glóbulo ocular a distintos aumentos obtenidos en el ESEM. Se puede ver como un biofilm de bacteria cocoides recubre todo el tejido ocular (Barras rojas 2 µm y 1µm).

Estructura de tejidos lábiles conservados en ejemplares de Las Hoyas (Barremiense, Fm. La Huérguina, Cuenca).

Tejidos no biomineralizados como los de tejidos vegetales y los tejidos lábiles de vertebrados han sido analizados en ejemplares de la colección de Las Hoyas (**Figura 26**). Por un lado, la cutícula vegetal de *Montsechia vidali* presenta una superficie de color marrón oscuro, que visto en detalle, se caracteriza por estar formado por estructuras filamentosas asociadas a otras de formas planas irregulares de bordes rectos (ver **Figura 26A y B**). Por otro lado, hemos analizado el tejido del glóbulo ocular del ejemplar LH-50.087 (flecha blanca en **Figura 26C**). La estructura de la superficie en el microscopio ambiental de barrido presenta un patrón mucho más regular, donde una vez amplificado se aprecian pequeñas unidades esféricas asociadas a otras alargadas de menor frecuencia. Al igual que vimos en la superficie del hueso, el tamaño de estas estructuras se establece en el orden de magnitud del tamaño de las bacterias, con lo que podríamos estar ante un “biofilm” microbacteriano fosilizado *in situ*.

3.2.3 Discusión general

El calificativo general que podemos otorgar a la conservación de los ejemplares de Las Hoyas es excepcionalmente bueno. Hemos revisado sucintamente tanto la estructura externa (superficie) como interna en los taxones más representativos del yacimiento de las Hoyas, y podemos decir que tanto la completitud como el grado de conservación, son comparables en todos los taxones. Este tipo de conservación excepcional, tal y como propone Allison (1988a), esta asociado a unas pocas pautas paleoecológicas: eventos de enterramiento rápido, trampas naturales (como ámbar, permafrost, o asfalto), o a una rápida mineralización (mineralización autogénica en un tapete algal).

Tal y como hemos podemos ver en **Figura 25**, la estructura interna del hueso en los ejemplares de Las Hoyas no parecen presentar un patrón general de alteración. A simple vista no se distinguen las microfracturas de los canales de Havers que se pueden ver en los trabajos de Cuezva y Élez, (2000, yacimiento de Somosaguas, Mioceno medio), y en Pfretzschner (2000, 2004). Las microfracturas en las osteonas secundarias se producen por la actividad saprofita de microorganismos que se infiltran en el hueso durante la descomposición. Según lo trabajos de Pfretzschner (2000), sabemos que es un proceso generalizado, ya que se describen los mismos tipos de microfracturas en huesos fósiles de reptiles lepidosauromorfos, reptiles arcosaurios, y mamíferos. Los huesos de la colección de Las Hoyas si presentan procesos de recristalización interna del hueso, tanto en la cavidad medular como en las cavidades que dejan los vasos sanguíneos al descomponerse (Merino, 2000). Podríamos decir, que el material de esta colección podría situarse en el estadio “b” de la Figura 23B, lo que nos hace pensar que en este caso, el proceso fosildiagenético de recristalización debió ser bastante rápido.

En el caso de la estructura tisular de las cutículas de *Montsechia vidali*, no se evidencia ninguna microestructura que se asocie con ningún agente biológico de conservación (p. ej. tapete o biofilm microbiano). En el caso de la estructura de la cutícula vegetal, esta parece estar conservada con la estructura original, aunque la cutícula fósil tenga un aspecto más de “lámina quebrada” de fragmento filamentosos asociados a otros mas irregulares. La vía más extendida que se conoce para la conservación de plantas es la permineralización de los tejidos vegetales en mineral de sílice o calcita (Briggs, 2003), debido a que estos son mucho más susceptibles a la entrada de agua cargada de iones desde el medio circundante. Pero realmente,

con una descripción de la estructura no es suficiente para concretar si este es el mecanismo por el cual se ha conservado el tejido vegetal. Necesitaremos otro tipo de análisis, como el análisis de la composición molecular y mineral de la cutícula, para resolver este problema.

En el caso del ejemplar del género *Autrapotambious* la superficie se mostraba similar a la descrita para la escama del pez holósteo (Amiiforme). El detalle de conservación es bueno pero no disponemos de datos que nos clarifiquen cómo se ha producido la fosilización de este tejido biomineralizado.

En el caso de los ejemplares de teleósteos primitivos, hemos detectado, tanto en la superficie del hueso, como en la de los tejidos blandos, estructuras que evidencian la existencia de un biofilm microbiano cubriendo parte de los ejemplares. Por un lado, en la **Figura 24G** se evidencian impresiones negativas de bacterias, está claro que las bacterias han llegado a colonizar el hueso probablemente en condiciones de anoxia, y que su actividad ha destruido parte de la estructura. Por otro lado, la **Figura 26E** evidencia la existencia de un biofilm formado por bacterias cocoides principalmente, sobre el tejido conservado en el glóbulo ocular del pez teleósteo. Normalmente la propia actividad de los tapetes microbianos, en función de las condiciones del medio (anoxia, cantidad de agua circundante, disponibilidad de iones en disolución; ver Briggs, 2003), producen la mineralización de las estructuras que colonizan, ya que su actividad descomponedora provoca la deposición de minerales (tal y como veremos en el apartado siguiente de conservación molecular), pudiéndose conservar de esta manera capas del tapete microbiano que replican las estructuras orgánicas sobre las que se han desarrollado (mineralización autogénica). No es la primera vez que se describe este tipo de estructuras asociadas a ejemplares del yacimiento de Las Hoyas. Este fenómeno se describió por primera vez en Briggs *et al.* (1997), donde se identificó como un biofilm bacteriano con morfologías muy similares a las que hemos descrito en este trabajo (principalmente bacterias cocoides), cubría toda la superficie que se correspondía con tejidos blandos. Este estudio se llevó a cabo en un ejemplar de dinosaurio (*Pelecanimimus polyodon*), y con el se demostró que la conservación de tejidos blandos estaba directamente relacionada y restringida posiblemente, a la existencia de un tapete microbiano conservado sobre estos tejidos. Pero parece que este tipo de conservación es bastante común en los yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten. Existen muchos yacimientos donde se ha identificado este tipo de conservación, como por ejemplo son en el yacimiento de Messel (Eoceno medio, Alemania), donde se han identificado tejidos blandos y plumas conservadas como réplicas debidas a la acción de tapetes bacterianos (Wuttke, 1983); y Holzmaden

(Jurásico inferior, Alemania), donde se han identificado tejidos blandos de ictiosauro, (Martill, 1987; Davis, 1994; Davis y Briggs, 1998). Recientemente Peñalver *et al.* (2002) describen un ejemplo muy interesante en insectos de los yacimientos de Rubielos de Mora (Mioceno inferior, Teruel) y Bicorp (Mioceno superior, Valencia). En este caso la conservación parcial de insectos, se relaciona con la existencia de un tapete microbiano implicado en su conservación. En este artículo se propone que los insectos parcialmente articulados, fueron atrapados (alguna de sus partes), por un tapete microbiano. Las partes anatómicas atrapadas en el tapete serían las únicas que no se verían afectadas por la descomposición de tejidos y por proceso como la necrocinesis. Con este trabajo se demuestra como, incluso a nivel intraindividual, la actividad de un tapete microbiano puede contribuir a la conservación de tejidos que normalmente son degradados rápidamente (ver también **Figura 26C**).

3.2.4 Resumen de conclusiones

1. En los tejidos biomineralizados se conserva con igual detalle la estructura externa e interna. Por el contrario, la estructura interna de tejidos blandos no ha podido ser analizada.

2. Cabe la posibilidad que en el caso de los tejidos vegetales hayan sido conservados por un proceso de permineralización debida a la entra de agua cargada de iones en los tejidos, durante las etapas tempranas de la fosilización.

3. Se encuentran evidencias de la existencia de tapetes microbianos tanto en el hueso expuesto como en los tejidos blandos conservados. Eso quiere decir que estos tapetes microbianos participan activamente tanto en la descomposición como en la conservación de tejidos orgánicos de vertebrados. En el caso de los ejemplares de Las Hoyas encontramos que:

- los tejidos biomineralizados como el hueso de vertebrados, no han sufrido descomposición interna, permaneciendo casi inalterada su organización microestructural interna, o lo han sufrido en un grado muy leve (impresiones negativas superficiales). Al contrario de los mostrado por ejemplo en el yacimiento de Somosaguas por [Cuezva y Élez, \(2000\)](#).

- los tejidos blandos de vertebrados solo se conservan cuando parte del tapete microbiano que cubre a los ejemplares, queda conservado sobre ellos, replicando de esta manera la estructura de los tejidos.

3.3

Conservación Molecular

3.3.1 Estudios preliminares

Desde el punto de vista de la fosilización se pueden clasificar los tejidos biológicos según sea su resistencia a la degradación. Según este criterio, en el apartado anterior, diferenciábamos entre tejidos biomineralizados y tejidos blandos o lábiles (no biomineralizados). Por un lado el hueso, tejido biomineralizado principal de los vertebrados, se compone de: 60% de Hidroxiapatito ($\text{Ca}_5[\text{PO}_4]_3[\text{OH}]$, [Merino, 2000](#)), 10% de otros minerales fosfáticos, 19% de colágeno, 9% de agua, y 3% de otras proteínas, lípidos y mucopolisacáridos. Durante el proceso de fosilización del hueso las proteínas tipo colágeno tienden a desaparecer por completo, mientras que la hidroxiapatita es transformada (recristalización), sustituyéndose en ella los grupos OH^- y PO_4^{3-} por Cl^- , F^- y CO_3^{2-} . Adicionalmente, el Calcio puede ser sustituido por iones metálicos como pueden ser el Fe^{2+} , U^{4+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Sr^{2+} , Ba^{2+} ([Pfretzschner, 2004](#); [Merino, 2000](#)). Por otro lado, los tejidos blandos (que componen el resto de tejidos de un vertebrado, como tegumentos, músculos, etc.), están formados por una serie de biomoléculas que también pueden ser clasificadas en función de su resistencia a la degradación: macromoléculas de hidrocarburos (quitina, celulosa, lignina, melanina, esporopolenina) > lípidos > carbohidratos (glúcidos) > proteínas > ácidos nucleicos ([López-Martínez y Truyols, 1994](#); [Tegelaar et al., 1989](#); [Briggs, 2003](#)). Este tipo de tejidos lábiles, que cuando se conservan en el fósil reciben el nombre de cutículas, suelen conservarse en un número determinado de minerales como son el apatito, pirita, minerales de arcilla, calcita y sílice.

La mayoría de las cutículas extraídas de artrópodos y plantas fósiles pre-cenozoicas se encuentran compuestas por macromoléculas con un componente alifático dominante, con una composición similar al Kerógeno tipo I y/o II típico de materiales marinos o lacustres depositados bajo condiciones de anoxia ([Briggs, 1999](#); [Briggs et al., 2000](#)). Tradicionalmente, esta composición de tejidos en los fósiles ha sido atribuida a un proceso de conservación selectiva de biopolímeros alifáticos

resistentes como el cutan (deLeeuw y Largeau, 1993). Sin embargo, tales biopolímeros alifáticos se encuentran ausentes en artrópodos, y en recientes publicaciones, se ha demostrado que también lo están en la mayoría de las plantas (Gupta *et al.*, en prensa a, Gupta *et al.*, en revisión a). En la actualidad, se ha demostrado que existe un proceso alternativo para explicar la existencia de los compuestos alifáticos en fósiles. Este proceso incorpora lípidos lábiles en macromoléculas alifáticas resistentes, gracias a un proceso de polimerización *in situ* (ver Briggs 1999). Esta propuesta está fundamentada en evidencias obtenidas del análisis de restos microfósiles de plantas conservadas (Gupta *et al.*, en prensa a), fósiles de artrópodos (Gupta *et al.*, en prensa b; Gupta *et al.*, en revisión c; Briggs 1999), graptolitos fósiles (Gupta *et al.*, en preparación), y en experimentos de maduración térmica (pirólisis confinada en tubos de oro, Stankiewicz *et al.*, 2000; Gupta *et al.*, en revisión b, c).

Aunque históricamente las cutículas de plantas e insectos han sido ampliamente estudiadas, la literatura científica recoge pocos estudios realizados acerca de la composición molecular de cutículas procedentes de vertebrados. Briggs *et al.* (1997), analizan la estructura y composición mineral de tejidos blandos en un ejemplar de dinosaurio del yacimiento (*Pelecanimimus polyodon*) del yacimiento de Las Hoyas (Cretácico Inferior, 125Ma, Fregenal-Martínez y Meléndez, 1995). Como continuación a este trabajo, en este apartado de la investigación, ampliamos el estudio analizando la conservación molecular en tejidos blandos y mineralizados de artrópodos y plantas, e incorporamos el estudio peces fósiles de la misma colección, cuya composición compararemos con la descrita para peces actuales.

3.3.2 Material utilizado y Protocolo de Análisis

La muestra utilizada en el análisis de la conservación molecular y estudio fosildiagenético incluye: plantas superiores (*Montsechia vidali*, Blanc-Louvel y Barale, 1983; ejemplar LH-50.082, **Figura 27A**); invertebrados (artrópodos decápodos del género *Austrapotamobius*, Garassino, A., 1997; ejemplar LH-50.083, **Figura 28A**); y vertebrados (escamas de peces actuales, **Figura 29**; escamas cicloidea de Amiiforme, Grande y Bemis, 1998, página 149 y 587, ejemplar LH-50.081, **Figura 30A**; hueso y tejidos blandos de teleósteos primitivos LH-50.085 y LH-50.087, Sanz, *et al.*, 1988, **Figura 31A y 32A**).

En la **Tabla 10** se resumen las principales metodologías utilizadas en los análisis de composición molecular y mineralógica tanto para las cutículas de los ejemplares fósiles como para los tejidos actuales (escamas de pez). En la tabla también se incluyen los resultados más significativos de los diferentes análisis realizados en los

ejemplares de la muestra. Previo a los análisis moleculares, se tomaron fotografías de todos los ejemplares utilizando una cámara digital Olympus (C-740, Ultra Zoom) y una lupa binocular (LEICA MZ12.5). Sobre cada uno de los ejemplares fósiles se aplicaron diferentes protocolos analíticos:

1) La superficie de distintos tejidos de los ejemplares fósiles fueron escaneadas utilizando microscopía electrónica ambiental de barrido Philips XL 30 (siglas inglesas ESEM, Environmental Scanning Electron Microscope, Princeton Gamma-Tech, New Jersey). El microscopio electrónico de barrido nos ha permitido analizar la estructura de las diferentes cutículas, y gracias a su combinación con el análisis de los rayos-x liberados por la muestra tras su bombardeo con el haz de electrones (siglas inglesas EDAX, Energy Dispersive X-Ray Microanalysis DX4i acoplado, ver **Apéndice 5**), hemos podido extraer información sobre la composición mineralógica de las muestras en cuestión. Este tipo de análisis proporciona información sobre la naturaleza del material y caracteriza cualitativamente su composición.

2) Una pequeña muestra ($\approx 100\mu\text{g}$) de las cutículas de los ejemplares fósiles LH-50.081 (escama Amiiiforme), LH-50.082 (*Montsechia vidali*), y LH-50.083 (*Austrapotamobius*), se extrajo mecánicamente para realizar los análisis de contenido en materia orgánica (realizados en colaboración con Universidad de Bristol, UK, y el Massachusetts Institute of Technology, MIT). El método más extendido en el análisis de materia orgánica contenida en restos fósiles compromete el análisis de los lípidos extraídos del tratamiento de la muestra de tejido (Briggs, 2000). Gracias a su naturaleza hidrófuga los lípidos pueden permanecer inmovilizados en el entorno de producción de un fósil, reteniéndose fácilmente como productos de la degradación oxidativa de la materia orgánica. Además, su naturaleza apolar previene su posible lixiviación debida a la acción del agua (p. ej. agua de la lluvia). El análisis de lípidos se puede dividir en dos fases principales. En una primer fase, se extraen la totalidad de los lípidos (siglas inglesas TLE, “total lipid extract”) utilizando un solvente de gran pureza como puede ser en nuestro caso el 2:1-diclorometano: metanol. En una segunda fase el extracto de lípidos o TLE es sometido a pirólisis. El fundamento general del proceso de pirólisis es provocar la rotura de los enlaces intramoleculares tras un rápido y secuencial calentamiento ($\approx 610^\circ\text{C}$) de la muestra en una sonda o dentro de un tubo de cuarzo. Tras este proceso los productos de la pirólisis son analizados. En nuestro caso hemos utilizado dos tipos de pirólisis, pirólisis-GC/MS, y TMAH-pirólisis-GC/MS (pirólisis termoquímica). La pirólisis-GC/MS (Gupta y Pancost, 2004), utilizada especialmente cuando las muestras son inferiores a $100\mu\text{g}$, permite además la separación de los compuestos obtenidos de la pirólisis, (a)






| Ejemplar | Método analítico | Producto o Descripción | Método de análisis | Composición principal |
|---|--|--|--------------------|---|
| Escama de pez Actual | Pirólisis GC/MS | Colágeno | | |
| | TMAH-pirólisis-GC/MS | Trazas Ac. Grasos (predominio C_{16} - C_{18}) | | |
| LH-50.082 Escama Amiiforme  | ESEM | Superficie sin detalle microestructural | EDAX | Ca, P, y O (Apatito) |
| | Pirólisis GC/MS | Polímero alifático (C_8 - C_{22}) | | |
| | TMAH- pirólisis-GC/MS | Trazas Ac. Grasos (predominio C_{16} - C_{18}) | | |
| LH-50.082 <i>Montsechia vidali</i>  | ESEM | Granular + Filamentos | EDAX | C, O, S y Ca (Componente Orgánico) |
| | Pirólisis GC/MS | Polímero alifático (C_9 - C_{25}) | | |
| LH-50.083 <i>Austroripidosteus</i> gen.  | ESEM | Superficie sin detalle microestructural | EDAX | Ca, P, y O (Apatito) |
| | Pirólisis GC/MS | Polímero alifático * (C_8 - C_{21}) | | |
| LH-50.085 Teleosteo primitivo  | ESEM(hueso) | Impresiones negativas de tapete microbiano | EDAX | Ca, P, y O (Apatito) |
| | ESEM(glóbulo ocular) | Superficie sin detalle microestructural | EDAX | Ca, O, Fe (Mineral diagenético) |
| LH-50.087 Teleosteo primitivo  | ESEM(hueso) | Superficie sin detalle microestructural | EDAX | Ca, P, y O (Apatito) |
| | ESEM(glóbulo ocular) | Tapete microbiano heterogéneo | EDAX | C, O, S, y Ca (Componente Orgánico) |
| LH-7777 (<i>Pelecanimimus polyodon</i>) (Briggs et al., 1997) | ESEM(garganta, papada, y cresta occipital) | Tapete microbiano principalmente de bacterias cocoides | EDAX | Carbonato de Hierro $FeCO_3$ $Fe_2(CO_3)_3$ |

Tabla 10. Resumen de los diferentes análisis realizados sobre los ejemplares fósiles. Se incluye también el resumen de los principales resultados de cada uno de los métodos de análisis. El símbolo *, identifica que el ejemplar LH-50.083 presenta, a diferencia del descrito en los demás ejemplares fósiles, derivados bencénicos mayoritariamente. Además de lo descrito en la tabla, se han realizado pirólisis de hueso de pez, donde comprobamos una vez más la naturaleza alifática (C_8 - C_{30}) de los componentes moleculares de los ejemplares fósiles. Los diferentes colores indican: composición orgánica identificada (verde); mineral precipitado (naranja); materia orgánica original (rojo).

cuantificar las cantidades de los productos de la pirólisis a través de la cromatografía capilar de gases (siglas inglesas, GC), y (b) identificar el origen molecular de cada producto de la pirólisis utilizando espectrometría de masas (siglas inglesas, MS). El fundamento para la TMAH-pirólisis (pirólisis termoquímica) es similar solo que se incorpora un lavado previo de las muestras durante una hora en una solución de hidróxido de tetrametilamonio (siglas inglesas, TMAH).

3.3.3 Resultados del análisis

La estructura de la cutícula de *Montsechia vidali* en el ESEM muestra una superficie granulosa y filamentosas con granos de sedimento asociadas (**Figura 27B**). El análisis de la composición mineralógica sobre la cutícula (EDAX, **Apéndice 5**), muestra que la composición mayoritariamente es de Carbono (C), Oxígeno (O), y Azufre (S), identificándose trazas de Calcio (Ca) siempre en una proporción muchísimo menor. Esta composición es similar a la que encontramos en el hueso del ejemplar de teleosteo primitivo LH-50.087 (**Tabla 10**, y ver más adelante **Figura 32C**). Los análisis de pirólisis-GC/MS realizados tras extraer una muestra de *Montsechia vidali* muestran que su composición química es alifática (**Figura 27D**, cadena C₉ hasta C₂₅), algo propio de fósiles de plantas que no conservan la lignina original, polisacáridos, o poliésteres estructurales como la cutina (ver [Gupta et al. en prensa a, b](#)). El decápodo Austrapotamobius (**Figura 28A y B**) muestra una superficie lisa y su composición mineralógica está caracterizada por el Calcio (Ca) y Fósforo (P), haciéndose también evidente en la composición Oxígeno (O) en pequeñas cantidades. Estos componentes elementales son indicadores de que la composición mineral similar al apatito. Aunque todavía es en gran parte desconocido, y motivo de discusión en el ámbito de la conservación molecular, la existencia de apatito está vinculada a la presencia de Fósforo (P) en el ambiente de producción (puede ser un producto de la descomposición del organismo, [Briggs y Kear, 1993a](#), o también fruto de la fosfatización de las aguas por blooms algales), ya que si su concentración no es suficiente se tendería a formar calcita o aragonito ([Briggs, 2003](#)). La precipitación de apatito también puede ser indicativo de un ambiente de producción muy restringido (anóxico) como el descrito en los tapetes microbianos ([Wilby et al., 1996a](#)). El análisis de pirólisis-GC/MS de la muestra del decápodo (**Figura 28D**) mantiene la misma composición alifática (C₈-C₂₁) que la descrita para *Montsechia*, pero con un predominio de derivados bencénicos que lo apartan de lo encontrado en los demás fósiles.

Por un lado, los productos mayoritarios extraídos de la pirólisis de escamas de peces actuales (analizados sin utilizar la extracción de lípidos a través de un solvente apolar) incluyen fenoles, bencenos, indoles, pirimidina, dicetopirrol, y derivados de dicetopiperazina (**Tabla 11**). La abundancia de dicetopirrol, un marcador de hidroxiprolina, es indicador de la presencia de colágeno ([Stankiewicz et al. 1997](#), [Zhang et al., 2001](#)) (**Figura 29A**). Por otro lado, la pirólisis termoquímica (TMAH-pirólisis-GC/MS) en la escama de pez actual (**Figura 29B**) revela la existencia de

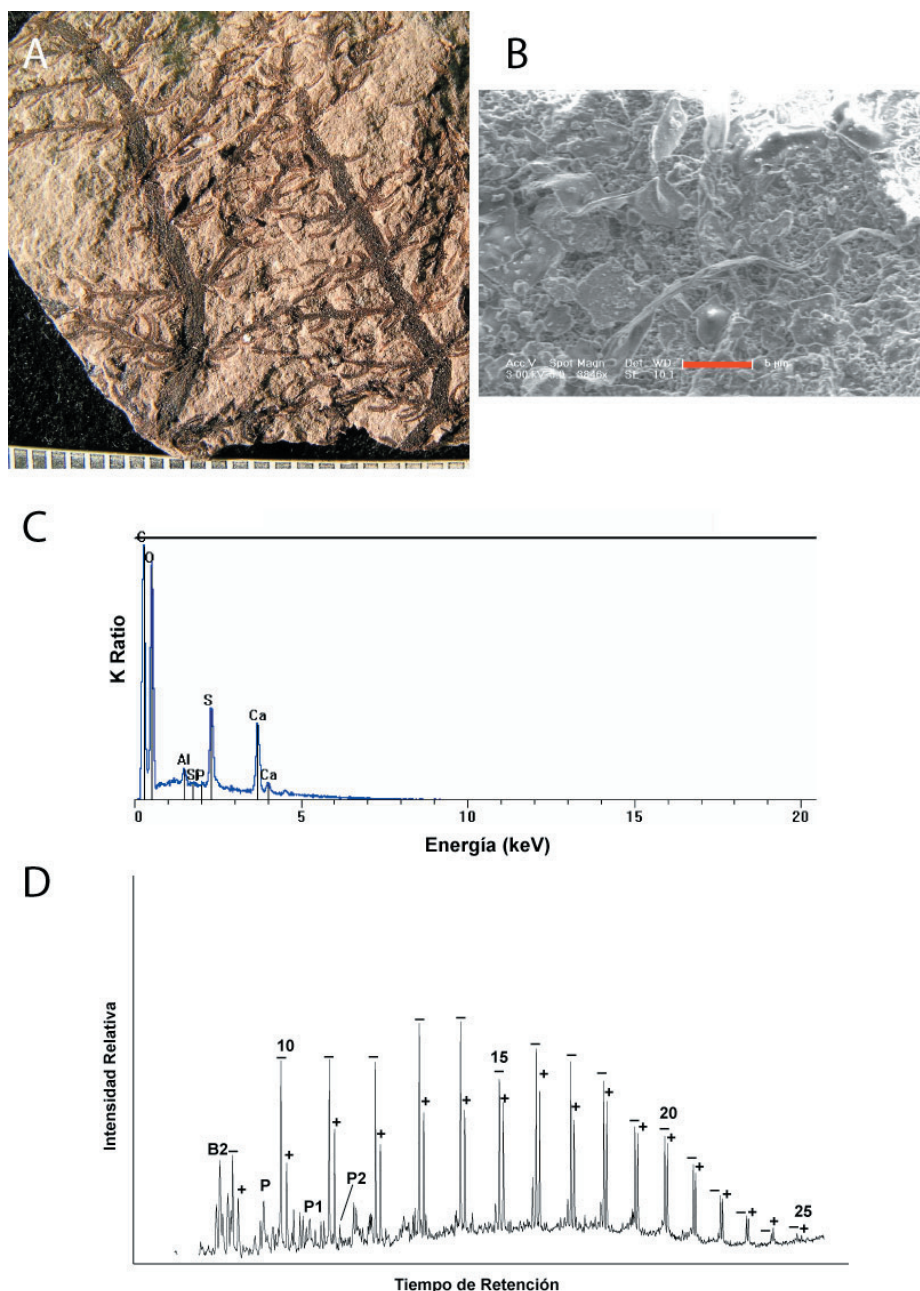


Figura 27. Planta fósil (*Montsechia vidali*) (LH-50.082). (A) Fotografía obtenida con cámara digital Olympus (C-740, Ultra Zoom). (B) Superficie de la cutícula fósil fotografiada utilizando microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barra roja 5µm). (C) Difractograma del análisis de emisión de rayos-x (EDAX) sobre la superficie de la cutícula de origen vegetal, mostrando predominio de Carbono, Oxígeno, Azufre, y Calcio, lo que nos indica de un componente de naturaleza orgánica (ver **Apéndice 5**). (D) Cromatograma parcial del análisis de pirólisis-GC/MS, evidenciando la existencia de un polímero alifático en el fósil (productos de pirólisis con cadenas de carbonos comprendidas entre C9 y C25). Símbolos: -, n-alcanos; +, n-alquenos; o, ácido graso; Bn, derivado bencénico; Pn, derivado fenólico donde n representa el número de carbonos en el grupo alquilo; C, Carbono; S, Azufre; O, Oxígeno; Ca, Calcio; y Fe, Hierro.

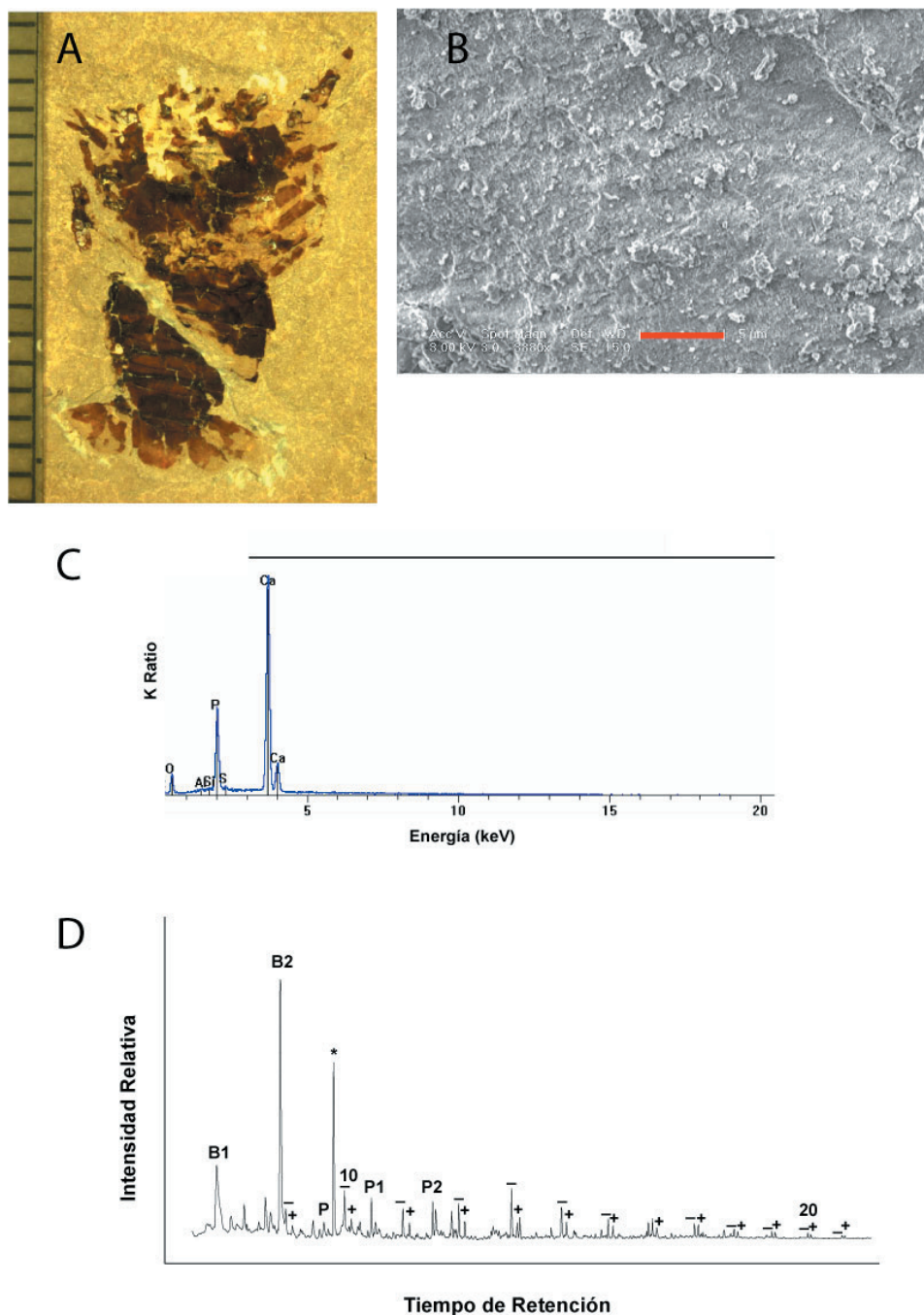


Figura 28. Decápodo fósil del género *Austrapotamobius* (LH-50.083). (A) Fotografía obtenida con cámara digital Olympus (C-740, Ultra Zoom). (B) Detalle de la superficie del exoesqueleto fósil obtenida en el microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barra roja 5µm). (C) Difractograma del análisis utilizando EDAX en la superficie del exoesqueleto, mostrando predominio de Calcio, y Fósforo, y en menor cantidad Oxígeno (ver **Apéndice 5**). (D) Cromatograma parcial del análisis de pirólisis-GC/MS, donde se observa un dominio de derivados bencénicos. Símbolos idénticos a los descritos para la **Figura 27**.

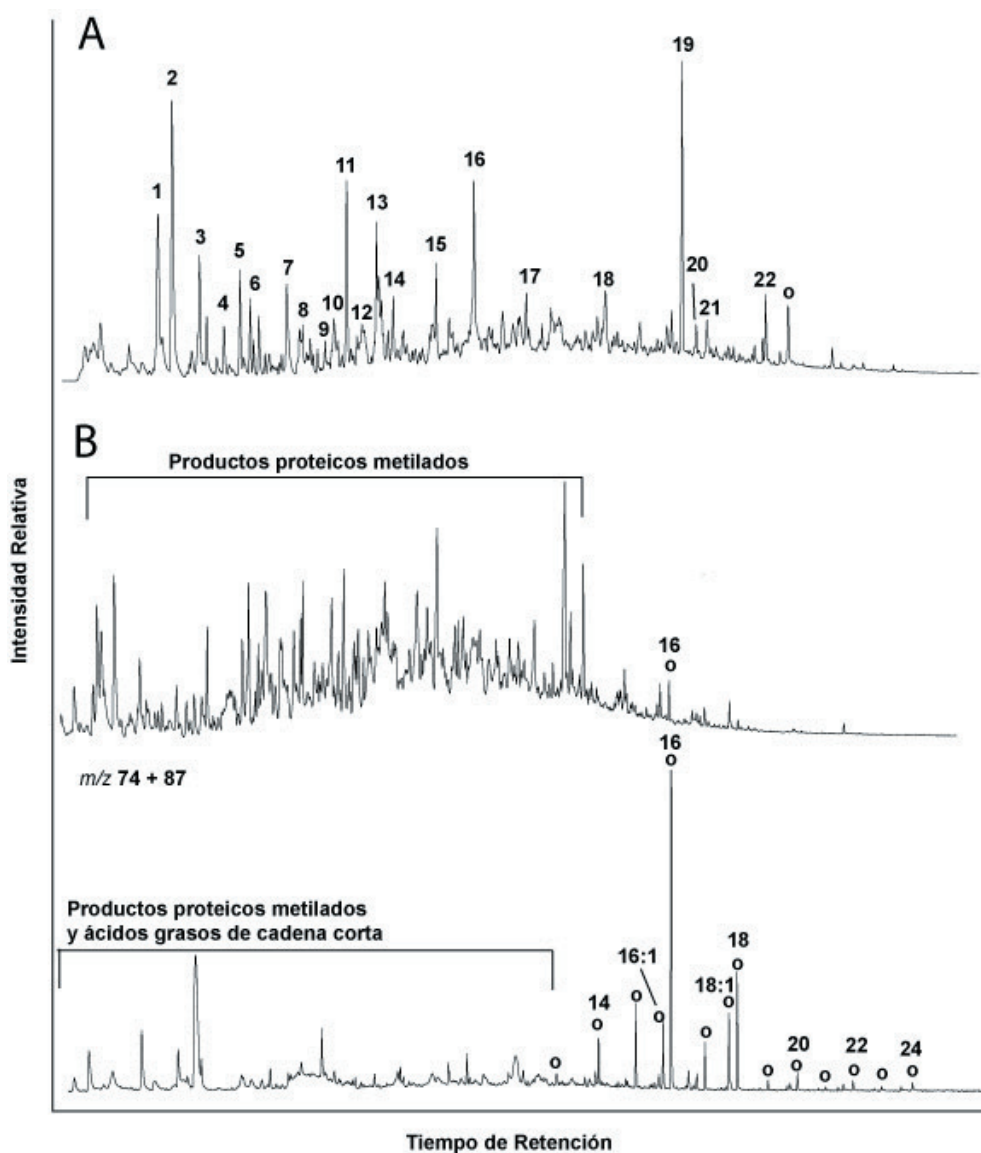


Figura 29. Análisis de escamas de peces actuales. (A) Cromatograma parcial de iones (pirólisis-GC/MS) mostrando la composición proteínica en la estructura de la escama actual (ver Tabla 11 para la identificación de picos). (B) Cromatograma parcial de iones (TMAH-pirólisis-GC/MS) donde localizamos derivados metilados de compuestos proteicos y trazas de ácidos grasos que comprenden longitudes de cadena alifática entre C₁₄ y C₂₄ (mostrados en m/z 74+87). Símbolos idénticos a los descritos para la Figura 27.

trazas de ácidos grasos con una distribución, según la longitud de las cadenas alifáticas (cadenas de lineales de carbonos), entre C₁₄ y C₂₄, con un eventual predominio de cadenas libres, y siendo difícil la detección de cadenas con un número de átomos de carbono inferior a C₁₄. Las cadenas de ácidos grasos C₁₆ y C₁₈, saturados e

| Pico | Iones característicos (<i>m/z</i>) | Compuesto | Origen |
|------|---|------------------------------|--------------------------------------|
| 1 | 67,52,41,40 | Pirrol | Prolina |
| 2 | 92,91,65,51 | Tolueno | Fenilalanina |
| 3 | 81,80,53,40 | C1-pirrol | Prolina, Hidroxiprolina |
| 4 | 106,91 | Etilbenzeno | Fenilalanina |
| 5 | 104,78,51 | Estireno | Fenilalanina |
| 6 | 95,94,80,67 | C2-pirrol | Dicetopiperazina (Reorganización) |
| 7 | 94,66,65,40 | Fenol | Tirosina |
| 8 | 94,67 | Piridinamina | ? |
| 9 | 107,106,67 | p-aminotolueno | ? |
| 10 | 111,83,68,48 | ? | Prolina-Asparagina |
| 11 | 108,107,66,79 | Metilfenol | Tirosina |
| 12 | 99,56,40 | Succimida | Asparagina |
| 13 | 117,116,90,89 | Etilcianobenceno | Fenilalanina |
| 14 | 125,68,54,43 | ? | Prolina-Leucina |
| 15 | 131,91,78,66,51 | Propilcianobenceno | Fenilalanina |
| 16 | 117,90,89,63 | Indol | Triptófano |
| 17 | 131,130,103 | Metilindol | Triptófano |
| 18 | 136,107,80,53,40 | ? | ? |
| 19 | 186,130,93,66 | Dicetodipirrol | Hidroxiprolina |
| 20 | 172,171,143,65 | 5-Hidroxi-4-fenil pirimidina | ? |
| 21 | 176,94,66 | ? | Prolina-Arginina |
| 22 | 194,138,96,70 | 2,5-Dicetopiperazina | Prolina-Prolina |

Tabla 11. Identificación de picos de compuestos proteicos originarios de la escama de pez actual analizados en la **Figura 29A**.

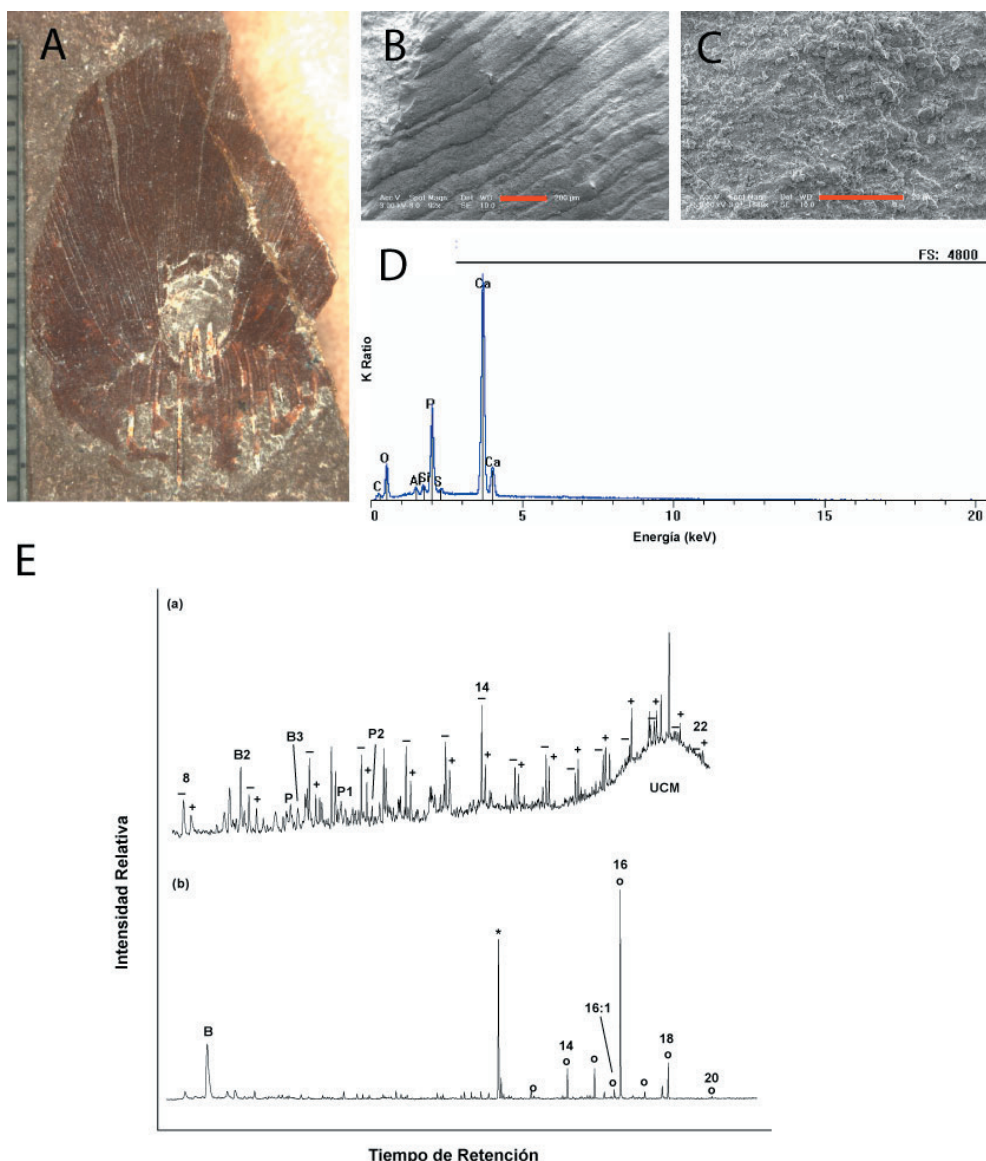


Figura 30. Escama fósil de Amiiiforme (LH-50.081). (A) Fotografía obtenida con lupa binocular LEICA MZ12.5. (B) y (C) Detalle a distinto aumento tomado en la superficie de la escama fósil utilizando un microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barras rojas 200µm y 20µm respectivamente). (D) Difractograma del análisis EDAX en la superficie de la escama fósil (predominio de Calcio, Azufre, y algo de Oxígeno) (ver **Apéndice 5**). (E) (a) Representación gráfica de la cromatografía parcial del análisis de pirólisis-GC/MS, mostrando el predominio de un polímero alifático similar al kerógeno tipo I/II (+: n-alcenos, -: n-alquenos). (b) Cromatografía parcial obtenida de la TMAH-pirólisis-GC/MS (pirólisis termoquímica), mostrando la distribución de las trazas de ácidos grasos. Símbolos idénticos a los descritos para la **Figura 27**. UCM: (siglas en inglés de “unresolved complex mixture”), se refiere a la zona indeterminada del análisis. El número de picos en el complejo denota la longitud de la cadena de alcanos/alquenos homólogos o trazas de ácidos grasos.

insaturados, son las más abundantes (ver cromatograma de masas para el rango m/z 74+87, **Figura 29B**). La escama fósil (**Figura 30E**) analizada utilizando pirólisis-GC/MS tras la extracción del solvente lipídico de alta pureza, no detectó trazas diagnósticas de proteínas (p. ej. colágeno) (**Figura 30Ea**). El análisis de pirólisis revela que el material fósil está compuesto principalmente por un polímero alifático extendiéndose al menos entre C_8 - C_{22} , que incluye entre sus productos derivados del benceno y fenol. Trazas de ácidos grasos del mismo fósil, que fueron liberadas tras someter la muestra a pirólisis termoquímica (TMAH-pirólisis-GC/MS), corresponde a cadenas alifáticas de C_{22} con eventual predominio de cadenas libres (**Figura 30Eb**). Las cadenas más abundantes son C_{16} y C_{18} saturadas tal y como vimos en las escamas de peces actuales (**Figura 29B**). El análisis realizado en hueso de pez evidencia la presencia de un mismo tipo de componente alifático (C_8 - C_{30}) (ver **Tabla 10**). Lamentablemente el ojo del ejemplar OHL-7 (teleósteo primitivo), con el que cerraríamos los análisis de composición química en los ejemplares fósiles, no pudo ser analizado a través de pirólisis debido a la escasa muestra de tejido en el glóbulo ocular. De todas maneras, se asume el mismo tipo de composición alifática debido a que esta representa un patrón común dentro de los ejemplares del yacimiento de Las Hoyas.

La escama fósil (ejemplar LH-50.081) está formada por fibras radiales entre 30 hasta 150 μm de grosor (**Figura 30A y B**). La superficie es granular y no está alterada, fragmentada, o erosionada (**Figura 30C**). La pérdida de detalle microestructural, debido a la recristalización y reemplazamiento mineral (sobre todo en las entradas naturales como poros, [Merino, 2000](#)), también es evidente en el hueso del ejemplar LH-50.087 (**Figura 32A y B**), pero en el caso del ejemplar LH-50.085 son evidentes impresiones negativas producidas por colonias de bacterias (**Figura 31A y B**). Externamente estas bacterias son de dos morfologías diferentes, las más mayoritarias tienen forma cocoide y son de tamaño regular (alrededor de 1 μm), y otras filiformes donde se distinguen dos tamaños diferentes (unas cortas y otras más alargadas, ver flechas rojas en **y Figura 31B**). El análisis EDAX tanto de la escama (LH-50.081B), como del tejido óseo de teleósteos primitivos (LH-50.085, **Figura 31C y E**; LH-50.087, **Figura 32C**) muestran que la composición mineral mayoritaria está formada por Calcio (Ca), Fósforo (P), y Oxígeno (O), indicando un predominio de mineral de apatito en su composición (ver **Apéndice 5**).

Los resultados más llamativos con respecto a la caracterización del proceso de fosilización en los ejemplares de peces, la encontramos en la estructura y composición mineral de tejidos blandos (p. ej. glóbulo ocular). En el espécimen LH-50.087 el

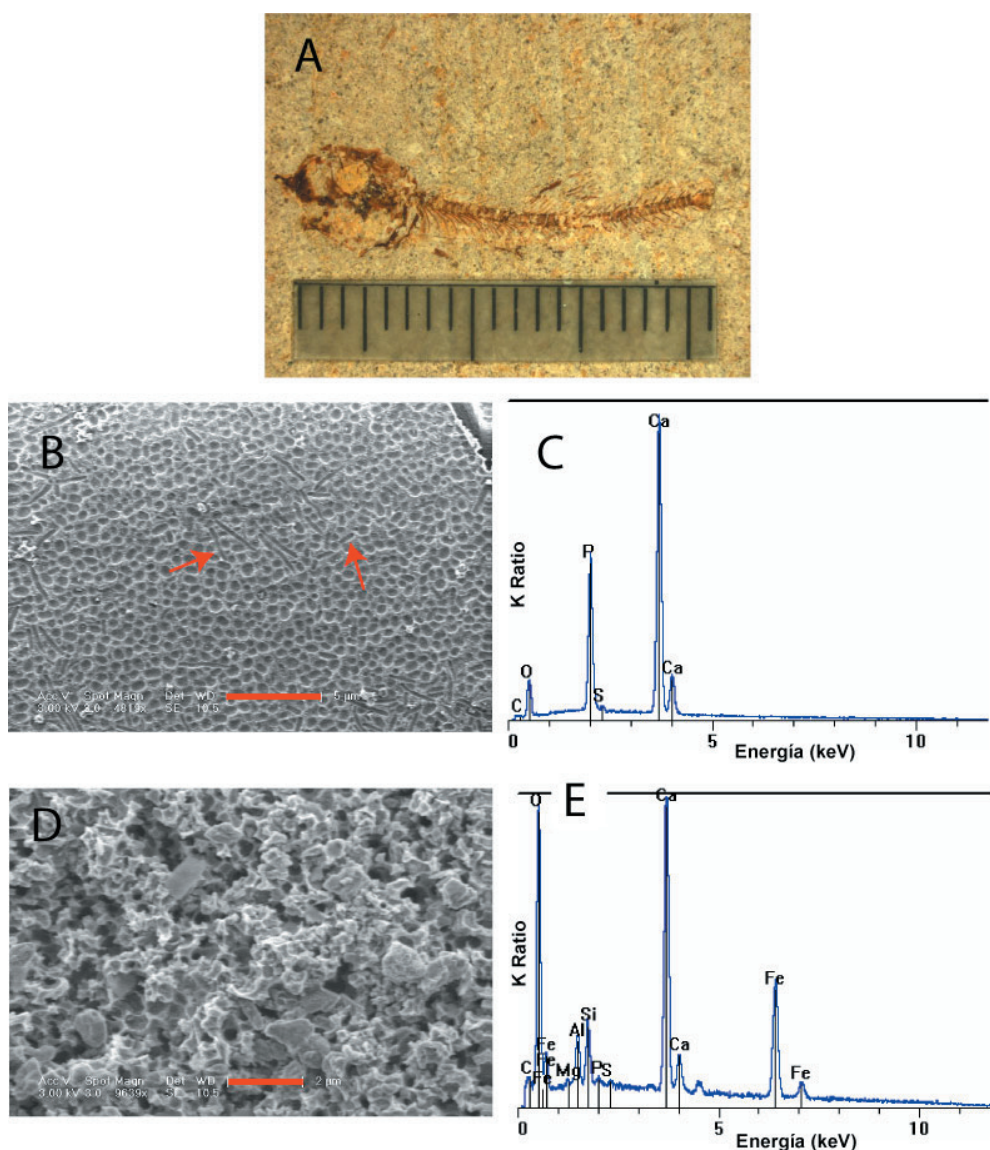
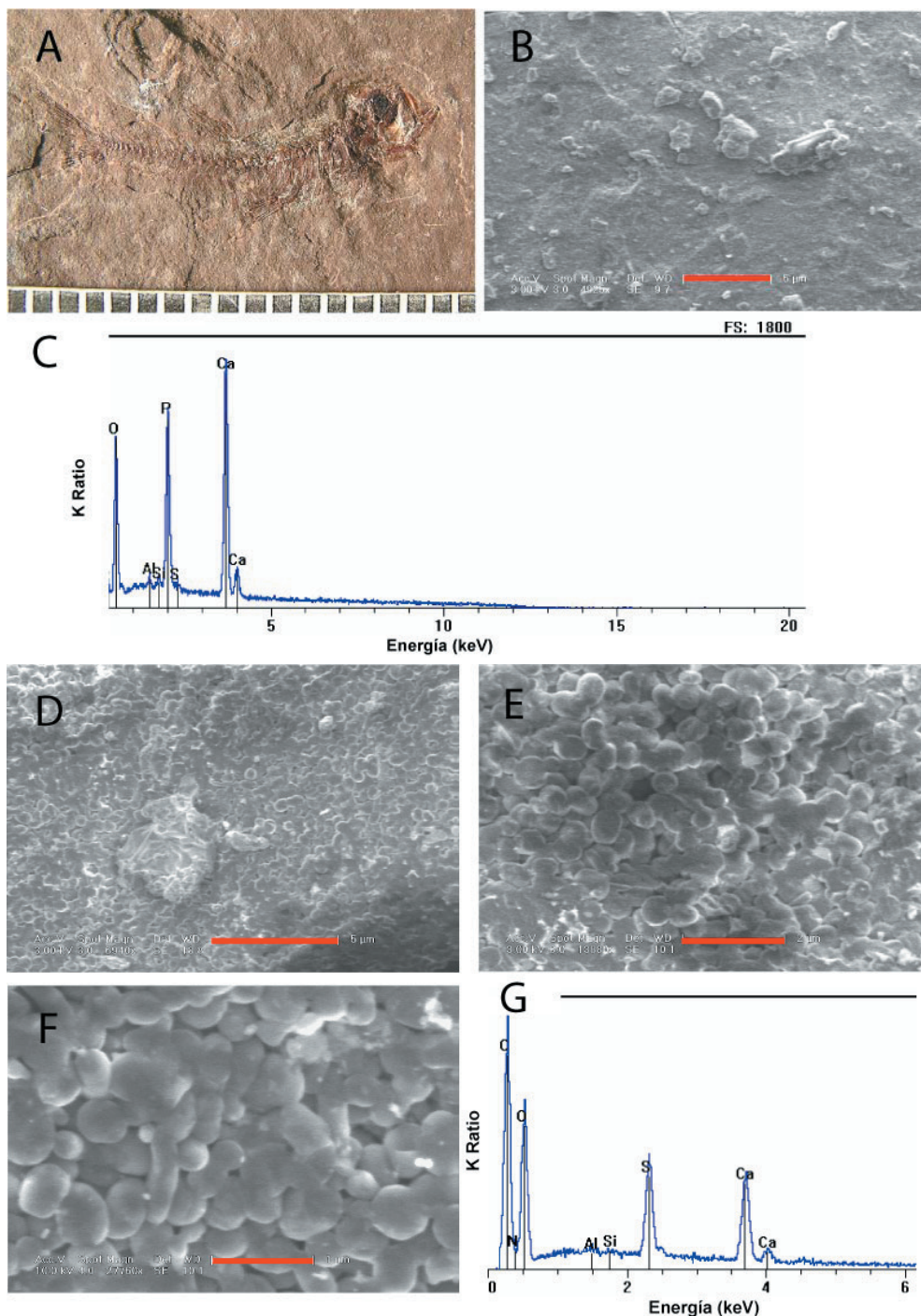


Figura 31. Teleosteo primitivo (OHL-5). (A) Fotografía obtenida cámara digital Olympus (C-740, Ultra Zoom). (B) Detalle de la superficie del hueso obtenida en el microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM) (Barra roja 5µm), donde distinguimos impresiones de bacterias tipo cocoides y otras dos morfologías filiformes y con distintos tamaño (flechas rojas en la figura). (C) Análisis EDAX en la superficie del hueso, mostrando predominio de Ca, P, y O (Calcita) (ver **Apéndice 5**). (D) Detalle al microscopio electrónico del área donde se encuentra el glóbulo ocular (Barra roja 2µm). (E) Difractograma del análisis EDAX en la superficie del glóbulo ocular, mostrando predominio de Oxígeno, Calcio, y Hierro (mineral diagenético).

Figura 32. Teleosteo primitivo (OHL-7). (A) Fotografía obtenida con cámara digital Olympus (C-740, Ultra Zoom). (B) Fotografía detalle de la superficie del hueso obtenida en el microscopio electrónico ambiental de barrido (ESEM), donde no se distinguen ningún tipo de microestructuras. (C) Análisis EDAX en la superficie del hueso, mostrando predominio de Ca, P, y O (Apatito). (D), (E), y (F) Detalle de la superficie del glóbulo ocular



obtenido en el microscopio electrónico de barrido donde se distingue un tapete microbiano formado predominantemente por bacterias de morfología cocoide (Barras rojas 5µm, 2µm, y 1µm respectivamente). (G) Difractograma del análisis EDAX en la superficie del glóbulo ocular (tapete microbiano), nos señala un predominio de Carbono, Azufre, y algo de Calcio, evidenciando de esta manera un origen orgánico en la composición mineral (ver Apéndice 5).

glóbulo ocular es de color oscuro y con fragmentos poligonales dispersos en superficie (**Figura 32A**). Pero cuando observamos el tejido en el microscopio electrónico de barrido, observamos que la estructura del glóbulo ocular se conserva debido al sellado de un tapete microbiano donde predominan bacterias cocoides (donde se encuentran inmersas otras filiformes menos frecuentes) (**Figura 32D, E, y F**). El análisis de EDAX del glóbulo ocular evidencia que los minerales predominantes en este tejido son de origen orgánico, debido a que mayoritariamente están compuestos por Carbono (C), Oxígeno (O), Azufre (S), y Calcio (Ca) en menor proporción (**Figura 6G**). Por el contrario, el área donde se situaría el ojo del teleósteo LH-50.085 (**Figura 31A**), donde parece no existir tejido ocular conservado, la coloración es mucho más pálida que la descrita anteriormente y la estructura aparentemente es muy diferente en el microscopio electrónico (ESEM) (**Figura 31D**). El análisis de la composición mineral (EDAX) muestra una pérdida de Carbono (C), y una composición de Calcio (Ca), Oxígeno (O), y Hierro (Fe) mayoritariamente, indicando de esta manera la existencia de mineral diagenético (**Figura 31E y Apéndice 5**).

3.3.4 Discusión

El ambiente de producción es el factor de mayor relevancia en la conservación de cutículas de plantas y animales. Por un lado, la mayoría de los restos de artrópodos de yacimientos mesozoicos o más antiguos han sido alterados diagenéticamente y es imposible encontrar trazas proteicas o de quitina. Por otro lado, en los restos post-mesozoicos, es posible encontrar este tipo de macromoléculas (Briggs, 1999). Análisis realizados en cutículas de insectos y hojas atrapadas en ámbar muestran que, incluso en este ambiente de máxima protección frente a la degradación oxidativa, la diagénesis puede producir una profunda alteración en unas pocas decenas de millones de años. Debido a la ausencia de influencias externas en las trampas de ámbar se comprueba que la conservación selectiva es insuficiente para explicar la supervivencia e incorporación de macromoléculas al registro fósil. Tissot y Welte (1984) atribuyen la presencia de compuestos en fósiles alifáticos a la repolimerización y recondensación de lípidos, azúcares, aminoácidos, y otros grupos funcionales.

Normalmente se atribuye el componente alifático de materiales orgánicos fósiles al reemplazamiento mineral durante la fosildiagénesis. Sin embargo, la migración de compuestos alifáticos de origen externo (p. ej. suelo) puede ser excluida por las siguientes razones: (1) Los polímeros alifáticos son característicamente insolubles, y por consiguiente difícilmente movilizables (Briggs 1999); (2) La señal alifática en plantas e insectos fósiles, cuya morfología interna ha sido trasformada por la diagénesis, de los mismos niveles sedimentarios (Carbonífero superior de Norte América) son diferentes, indicando de esta manera que estos compuestos no han podido ser incorporados únicamente del sedimento (Stankiewicz *et al.* 1998a); (3) Una señal alifática ha sido detectada en insectos terciarios (abejas y escarabajos) atrapadas en ámbar de la república Dominicana, donde existe un aislamiento de la contaminación externa (Stankiewicz *et al.* 1998b); (4) Análisis de pirólisis termoquímica en insectos, plantas, y roca del mismo nivel sedimentario (rica en materia orgánica, 20%) del Oligoceno de Enspel (Alemania), revelan diferencias en la distribución de los componentes de los ácidos grasos, indicando que el componente alifático de los fósiles tiene un origen endógeno (Gupta *et al.* en prensa b). Además, el contenido de carbón orgánico encontrado en la matriz mineral analizada que incluye a los ejemplares fósiles de Las Hoyas es muy baja (0,68 - 1,47 %); (5) Se ha conseguido que el material extraído de insectos llegue a ser alifático en experimentos de maduración artificial (Stankiewicz *et al.* 2000), mostrando que la materia orgánica en los artrópodos actuales puede generar la composición observada en los fósiles. En consecuencia, el componente alifático encontrado en ejemplares fósiles del

yacimiento de Las Hoyas, parece haberse generado a partir de compuestos derivados de la descomposición del propio organismo (p. ej. lípidos). Esto está fundamentado en los resultados obtenidos de la TMAH-pirólisis-GC/MS en la escama fósil (pirólisis termoquímica), donde se han identificado trazas lipídicas similares a las descritas en ejemplares actuales. Ambos ejemplares, escamas fósiles y actuales, revelan una distribución de ácidos grasos saturados muy similar, y además con una abundancia máxima de cadena C_{16} y C_{18} . El predominio de trazas de ácidos grasos enfatiza la idea de que los grupos funcionales tipo éster ($R'-COO-R$) son muy importantes en el entrecruzamiento de lípidos lábiles para la formación de polímeros alifático en el ejemplar fósil (Versteegh *et al.*, 2004; Gupta *et al.* en prensa b). La pirólisis falló en la detección de cetonas en el polímero fósil, lo cual es generalmente indicativo de la existencia de enlaces tipo éter ($R-O-R'$, ver grupos funcionales en Chang, 1992). De esta manera, lo más probable es que el grupo funcional principal que contiene oxígeno en el fósil de escama de peces deben ser grupos ésteres. Las cadenas de n-alquilo protegen el grupo funcional éster en las tres dimensiones mediante obstáculos estéricos, ayudando al entrecruzamiento (McKinney *et al.* 1996, Gupta *et al.* en prensa a). Además, la incorporación de lípidos ha sido demostrada en fósiles de hojas (pirólisis termoquímica, Gupta *et al.* en prensa a), dinoclastos (Versteegh *et al.* 2004), graptolitos (Gupta *et al.* en preparación), euriptéridos (Gupta *et al.* en preparación), y escarabajos (Briggs 1999; Gupta *et al.* en prensa b). Productos de la pirólisis de hojas fósiles del Terciario de Ardèche (Gupta *et al.* en prensa a) revelan trazas de ácidos grasos con cadenas comprendidas entre C_8 y C_{33} , con predominancia de cadenas homólogas de C_{16} y C_{18} . Ácidos grasos homólogos de cadenas C_{16} y C_{18} se pueden localizar la cutina de hojas actuales, lípidos saponificables como fosfolípidos y triacilglicéridos, esteril éster, otros lípidos complejos, y ácidos grasos libres. De esta manera, la evidencia indica que la polimerización de componentes alifáticos lábiles presentes en la cutícula y en tejidos internos de la hoja, generan el componente alifático en la hoja fósil durante la fosildiagénesis.

Por un lado, los resultados de este aparatado nos muestran como los fósiles de Las Hoyas mantienen en la composición de sus cutículas un componente alifático (hidrocarburo de cadenas abiertas), que seguramente y al menos en este caso, sea de origen endógeno. Posiblemente las trazas de ácidos grasos identificadas en la escama de Amiiiforme (similares a las identificadas en ejemplares actuales), estén indicando un predominio lipídico en la composición de este polímero alifático. Como se explicó al principio, los lípidos, debido a su naturaleza hidrófuga, no son fácilmente lixiviados por el agua del medio (p. ej. agua de la lluvia), y por lo tanto pueden permanecer en el

entorno de descomposición de un organismo durante mucho más tiempo. Las calizas que componen el yacimiento de Las Hoyas son variables en su contenido de materia orgánica, pudiéndose encontrar facies de color negro debido a su alto contenido en materia orgánica. En los ejemplares analizados en esta ocasión, el contenido de carbono orgánico en la matriz de roca es muy pequeño (0,68 - 1,47 %), lo cual avala su utilización como argumento a la hora de establecer el origen endógeno del componente alifático encontrado en los fósiles. Esto no es contrario a que en otros ejemplares del yacimiento el origen sea exclusivamente sedimentario. Por otro lado, ya explicamos en el apartado anterior, que la conservación de tejidos blandos está íntimamente asociada al sellado del tejido por un tapete microbiano. Como se ve en la **Figura 32**, el glóbulo ocular del teleósteo está replicado por un trozo del tapete que cubría originariamente al ejemplar. Este tipo de conservación parece bastante común en el yacimiento y es extensible a todos los taxa (*Pelecanimimus polyodon*, [Briggs, et al., 1997](#)). Con el análisis de la composición mineral sobre el tapete identificamos que la composición mineral está formada por Carbono (C), Oxígeno (O), Azufre (S), y Calcio (Ca), lo que identifica un componente orgánico (ver **Tabla 10**). Así pues, se comprueba que el tapete microbiano ha funcionado como sello tanto de la estructura como de la composición del tejido blando. En el otro ejemplar de teleósteo se evidencia que al no conservarse el tapete la composición mineral varía y el tejido blando se pierde (**Figura 31**).

3.3.5 Resumen de conclusiones

1. Todos los fósiles analizados mediante pirólisis (cutícula de planta, exoesqueleto de cangrejo, y hueso de pez) presentan en el análisis de su composición molecular un componente alifático ($C_8 - C_{22}$) (**Tabla 10**).

2. El análisis de TAMH-pirólisis-GC/MS (pirólisis termoquímica) en escamas de peces fósiles, nos ha ayudado a localizar trazas de ácidos grasos similares a las encontradas en escamas de peces actuales (C_{16} y C_{18} son las más abundantes), y a demostrar que el polímero alifático encontrado en los ejemplares fósiles es de origen endógeno (repolimerización *in situ* de cadenas alifáticas simples derivadas de la descomposición de cutina, lípidos complejos, etc., Briggs, 1999). Esta hipótesis se fundamenta en el bajo contenido orgánico de la matriz que contiene a los ejemplares fósiles analizados (< 2%).

3. La conservación de estructuras biomineralizadas y blandas en el yacimiento de las Hoyas parece estar ligada a la existencia de tapetes microbianos en el medio de producción.

- Los tejidos biomineralizados (hueso, exoesqueleto), principalmente conservados como mineral de apatito, presentan impresiones negativas en superficie que se pueden asociar a la acción de un biofilm o tapete bacteriano (Wilby *et al.*, 1996a).

- La conservación de tejidos no biomineralizados se puede producir de manera diferencial en un mismo individuo (intraindividual), y en base a dos principios básicos: (a) permineralización de tejidos vegetales por entrada de agua cargada de iones (ver discusión apartado 3.2, y **Figura 27A**), (b) replicación de estructuras producida por el sellado del tejido (mineralización autogénica, Briggs y Kear, 1993; Briggs, 2003), posiblemente debido a la actividad del tapete microbiano que recubre al ejemplar (glóbulos oculares de pez, **Figura 32A**) (ver también Briggs *et al.*, 1997).

3.4

Paleohistología y Esqueletocronología en vertebrados fósiles de Las Hoyas

Tal y como hemos visto en apartados anteriores, el hueso es el tejido biomineralizado por excelencia de los vertebrados. Normalmente el hueso, según sea su origen embrionario, se clasifica en endocondral o membranoso si se origina a partir de un proceso de osificación endocondral o de osificación intermembranosa respectivamente. Este último tipo de osificación se produce por una directa osificación del tejido mesenquimal, que aparece en el desarrollo embrionario y es rico en vasos sanguíneos (p. ej. huesos de la bóveda del cráneo), mientras que en la caso de la osificación endocondral (p. ej. huesos largos apendiculares), interviene la osificación y sustitución de cartílago hialino por hueso. Si observamos un corte diafisiario de un hueso largo como puede ser el de la **Figura 33** ([Bloom y Fawcett, 1995](#)), podemos observar que según sea la estructura macroscópica del hueso, podemos diferenciar dos secciones, una denominada hueso esponjoso y otra, hueso compacto (corteza del hueso o cortex). El hueso esponjoso conforma un retículo tridimensional de espículas o trabéculas calcificadas que delimitan un espacio laberíntico en el que se sitúa la médula ósea (tejido embrionario formado por células totipotenciales). Estas trabéculas de hueso suelen estar formadas únicamente por hueso y no suelen tener vasos sanguíneos en su interior. El hueso compacto a su vez, mantiene una estructura que en el mejor de los casos puede contener las siguientes subestructuras (ver esquema **Figura 33**): endostio, laminillas circunferenciales internas, osteonas (primarias, y osteonas secundarias o de Havers), laminillas intersticiales, laminillas circunferenciales externas, y periostio.

Como se ve en la **Figura 34**, el crecimiento de los huesos largos (endocondrales) es un proceso complejo en el que se reconocen especialmente dos zonas diferenciadas de crecimiento ([Gilbert, 2000](#)): (1) situada en la zona diafisiaria que delimita el crecimiento en grosor del hueso, donde se deposita hueso subperióstico

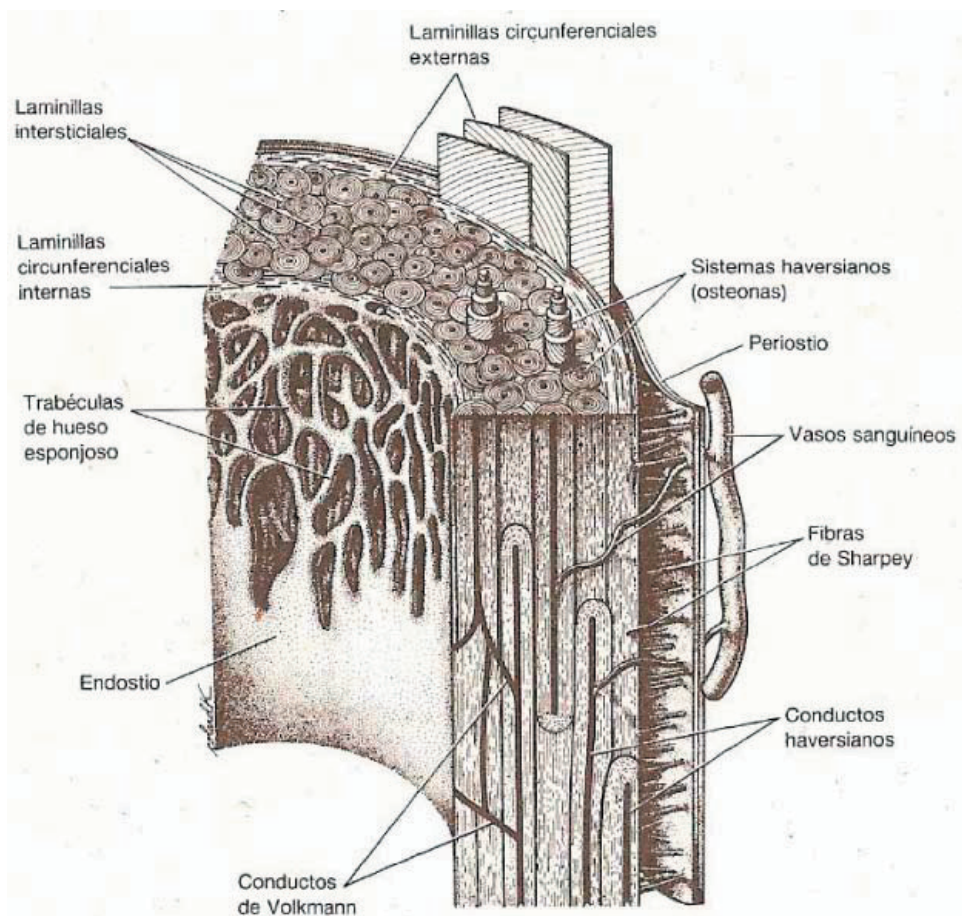


Figura 33. Detalle en tres dimensiones de la sección transversal y longitudinal de un hueso largo (Bloom y Fawcett, 1995). Podemos distinguir desde la cavidad medular hacia fuera: endostio, laminillas circunferenciales internas, osteóns (primarias, y osteóns secundarias o de Havers), laminillas intersticiales, laminillas circunferenciales externas, y periostio.

diferenciándose como hemos visto, como hueso esponjoso en la zona de la cavidad medular, y hueso compacto en la más exterior; y (2) otra en la zona epifisiaria que define el crecimiento en longitud de los huesos largos, donde los condrocitos se sitúan formando líneas paralelas al eje longitudinal del hueso promoviendo que su proliferación hacia la zona diafisiaria haga crecer el hueso en longitud.

Los estudios realizados sobre la osteología de vertebrados actuales y extintos nos permiten diferenciar cuatro factores principales que debemos tener en cuenta a la hora de describir la forma de los tejidos óseos: ontogenia, filogenia, biomecánica, y ambiente (Ricqlès *et al.*, 1997, 1998, 2000). De esta manera, la comparación entre tipologías de hueso en un mismo individuo, o en individuos de diferente edad o taxón, deben

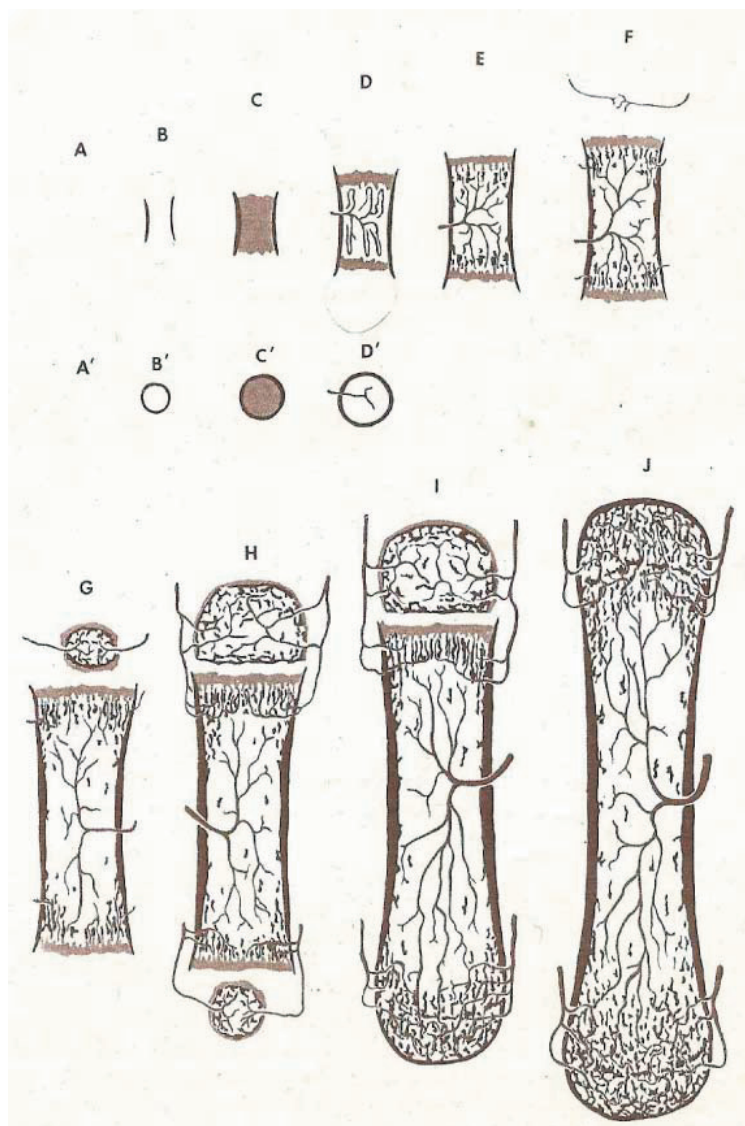


Figura 34. Crecimiento en longitud de los huesos largos (odificación endocondral). (A-J) Cortes longitudinales donde se describen las distintas fases del crecimiento del hueso largo; (A'-D') Cortes transversales que pasan por la parte central de (A), (B), (C), y (D). (A) Modelo cartilaginoso, (B) Hueso perióstico, (C) Calcificación del cartilago, (D) Mesénquima con vasos sanguíneos en el cartilago y se forman dos zonas de osificación, (E) y (F) Se forman los centros de osificación epifisarios (G), (H) desarrollo del cartilago epifisario inferior, (I) Desaparece placa epifisaria inferior, y (J) Fusión de epífisis. (Bloom y Fawcett, 1995)

plantearse siempre en base a estas premisas. La variación morfológica encontrada en el tejido óseo, deberá ser entonces explicada en base a la: (1) localización espacial del tejido dentro del hueso y del individuo; (2) identificación de estructuras que indiquen remodelación de hueso (estructuras secundarias como canales de Havers),

(3) reconocimiento de estructuras que describan la tasa de deposición de hueso (tasas rápidas de deposición indican crecimiento rápido, y por lo tanto edades tempranas del desarrollo); (3) identificación de ciclos de crecimiento (líneas de parada de crecimiento LAGs).

En este apartado nos valemos de la paleohistología y también de la esqueletocronología (aparición diferencial de huesos en el desarrollo ontogenético de los ejemplares), para estudiar en detalle la estructura interna de los huesos de vertebrados de la colección de Las Hoyas. Hasta ahora hemos visto la morfología externa de tejidos mineralizados y blandos, pero en esta ocasión trataremos de analizar si la histología presente en estos ejemplares nos puede aportar información útil para completar la inferencia paleobiológica y paleoecológica que buscamos.

3.4.1 Material utilizado y Metodología

En el análisis de la histológica hemos utilizado material óseo extraído de ejemplares de la colección del yacimiento de Las Hoyas (Cretácico Inferior, Cuenca). Las Hoyas, como ya hemos mencionado a lo largo de este trabajo, es un valioso yacimiento tipo *Konservat Lagerstätten* que ha proporcionado información muy importante sobre la evolución y la paleobiología de distintos grupos de algas, plantas y animales (Sanz *et al.*, 1988b; Sanz *et al.*, 2001). Los taxones incluidos en el análisis histológico agrupan a distintos ejemplares: Anfibios anuros (Familia Discoglossidae; LH-394a; Wenz, 1991); Reptiles anápsidos (Orden Cheloni, LH-21901); Reptiles diápsidos, a) Lepidosauromorfos, LH-22399 (probablemente perteneciente a la especie *Scandensia ciervensis*, Evans y Barbadillo, 1998), b) Arcosaurios [Cocodrilo Neosuchia, LH-17325; Dinosaurio terópodo de la familia Ornithomimosauridae *Pelecanimimus polyodon*, LH-7777 (Pérez-Moreno *et al.*, 1994)]; y Aves [c.f *Concornis lacustris*, LH-21006a/b, Sanz *et al.*, 1995, *Iberomesornis hoyasi* LH-022R (Sanz y Bonaparte 1992; Sanz y Buscalioni, 1999)].

Con el fin de contrastar posteriormente información anatómica y de conservación, se tomaron todo tipo de datos sobre los ejemplares fósiles antes de comenzar el análisis: datos métricos, fotografías y moldes plásticos (especialmente en los de mayor interés). Debido a lo particularmente delicado de algunos restos se decidió modificar el protocolo estándar utilizado en los estudios paleohistológicos amén de conservar intactas todas las estructuras (ver resumen del proceso en las fotografías de la **Figura 35**). Tras su minuciosa limpieza, todas las piezas fueron sumergidas en una resina de poliéster de acuerdo con el protocolo descrito por Wilson (1994), y se dejó polimerizar a temperatura controlada durante 48 horas. Una vez la resina

se endureció del todo, se cortaron los excesos de piedra y resina en las diferentes piezas para hacer el bloque más manejable y poder acceder con facilidad al corte en hueso. Los bloques preparados fueron sometidos a su vez a cortes seriados en una cortadora de diamante (Isometer Buehler LTD Company). Dependiendo de la pieza en cuestión se realizaron un número de cortes apropiados a cada una, siendo mayor el número en el caso de un hueso largo.



Figura 35. Resumen del proceso de cortes histológicos en lámina fina. A) Inclusión de la pieza en resina *in situ*, B) Polimerización de la resina en campana de gases. Tras cortar el bloque de resina, se procedió al pulido de las piezas hasta obtener láminas finas para ver al microscopio

3.4.2 Paleohistología de Enantiornithes

3.4.2.1 Introducción y Antecedentes

La histología del grupo Enantiornithes (aves cretácicas), ha sido estudiada en ejemplares adultos describiendo el tipo de hueso como tejido óseo avascular, y lamelar con evidentes “líneas de parada crecimiento” o también denominadas con las siglas inglesas “LAG” (Chinsamy et al, 1994, 1995). Esta estructura ósea no difiere demasiado de la observada en lagartos y en otros animales ectodermos (ver **Figura 44A y B**). De acuerdo con lo que algunos autores han propuesto, el grupo de las Enantiornithes ha mantenido una condición plesiomórfica en su fisiología dentro del grupo de las aves, sin alcanzar de esta manera una completa fisiología endo-homeotérmica. Esta hipótesis, de una tardía aparición de la endo-homeotermia dentro de aves ha sido ampliamente defendida (Chiappe, 1995; Chinsamy et al., 1998). A pesar de esta propuesta existen otras opiniones (Ricqlès, 2000; Ricqlès et al., 2001; Padian et al., 2001) que en parte se basan en el reciente estudio de la paleohistología de *Confuciusornis*, un clado de aves Mesozoicas más basal que las Enantiornithes, donde se sugiere altas tasas de crecimiento (y una fisiología endotérmica) como la condición plesiomórfica en aves (Ricqlès et al., 2003).

Recientemente, estudios en hueso de ejemplares juveniles de Enantiornithes juveniles recién eclosionados o en estado embrionario (*in ovo*) (Chinsamy y Elzanowski 2001, Schweitzer et al.2002) muestran que la ontogenia temprana de este grupo, al igual que las aves actuales (y dinosaurios no avianos: Ricqlès et al., 2001; Horner et al., 2001), presenta un patrón de rápido crecimiento, con tejido óseo vascularizado, muy distinto del observado en los ejemplares de Enantiornithes adultos, los cuales parecen tasas de crecimiento retardado en su madurez (ver más adelante).

Ahora la cuestión es conocer como y cuando sucede esta transformación entre un tipo y otro durante la ontogenia del grupo Enantiornithes y por supuesto cual es su significado funcional. Una primera posibilidad puede ser un cambio muy temprano, incluso antes de la eclosión, consiguiendo que de esta manera el crecimiento post-embrionario sea lento y caracterizado por numerosas líneas de parada de crecimiento, describiendo de esta manera una histología similar a la de los reptiles (Chinsamy et al., 1994, 1995). En la otra propuesta la elevada tasa inicial de crecimiento se mantiene por más tiempo, permitiendo que de esta manera se alcance rápidamente un gran porcentaje del tamaño total del ejemplar, tal y como existe en aves actuales. Estudios recientes desarrollados en aves modernas han demostrado

que en adultos la cantidad relativa de hueso cortical formado por hueso compacto (hueso no vascularizado formado por fibras paralelas, denominado la capa de “laminillas circunferenciales externas” (en inglés, Outer Circumferential Layer ó OCL) es extremadamente dependiente del tamaño del ejemplar, sin tener en cuenta parámetros filogenéticos o biológicos (p. ej. altricial, precocial, Ponton *et al.*, 2004). Es más, dependiendo de la intensidad de la reabsorción endóstea (que normalmente es alta en aves, permaneciendo una cortical muy delgada) quedará poca evidencia de la fase de crecimiento activo en la etapa adulta del ejemplar, que mayoritariamente se corresponde con la OCL. Esto es característico de aves de pequeño tamaño, mientras que las de mayor tamaño retienen más cantidad de hueso juvenil en su etapa adulta. Esto significa que en la mayoría de las aves de pequeño tamaño, en la cortical adulta, no se retienen casi evidencias de la fase juvenil de crecimiento rápido (Castanet 2001; Ricqlès *et al.*, 2003), de acuerdo con las observaciones comparativas desarrolladas desde hace mucho tiempo (p. ej. Enlow y Brown, 1957). En otras palabras, la estructura ósea de los huesos de las aves adultas contiene un registro incompleto (y engañoso) de su trayectoria de crecimiento, especialmente en los ejemplares de pequeño tamaño.

3.4.2.2 Material estudiado

El ejemplar LH-21006a/b (**Figura 36**), parcialmente conservado debido a la disolución del hueso en la fase tardía fosildiagenética, mantiene algunas características anatómicas que nos han permitido identificar el género al que pertenece. Se realizaron un total de 19 cortes en la longitud de la diáfisis del hueso, ofreciéndonos de esta manera una visión tridimensional de la estructura del hueso. El tarsometatarso (**Tmt**) se encuentra roto en su parte distal. Su longitud máxima es de 22.9 mm. Por otro lado, el tibiotarso (**Tit**) presenta su extremo proximal roto, con una longitud máxima estimada en 23.5 mm. Las proporciones esqueléticas presentasen en el ejemplar LH-21006 son muy similares a las presentes en el género *Concornis* (**Tmt**=22 mm y **Tit**=35.36 mm), mientras que difieren del otro género encontrado en el yacimiento *Iberomesornis* (**Tmt**=11-14 mm; **Tit**=20 mm). La equivalencia en talla nos permite inferir que tanto el holotipo del género *Concornis* (Sanz *et al.*, 1995) como el ejemplar LH-21006 tendrían una masa aproximada de 70 gr. (Olmos, 1988). El espécimen estudiado presenta un verdadero tibiotarso con los tarsales proximales fusionados a la tibia. El tarsometatarso es delgado y fino como en el género *Concornis*, y los metatarsales II y IV están situados en el mismo plano. Ambos metatarsales presentan diámetros similares en la zona de la

diafisiaria, al contrario que el metatarsal III. La porción central del metatarsal III es bastante convexa y situada un poco más adelantada que los metatarsales II y IV. Este material aviario presenta la siguiente característica del grupo Ornithothoraces: surco

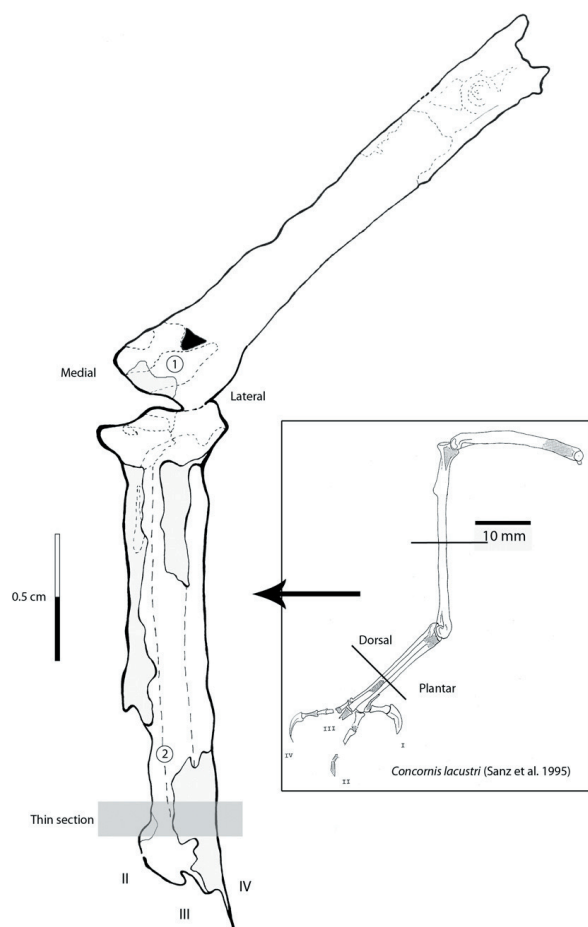


Figura 36. Vista posterior del Tibiotarso y Tarsometatarso derechos del ejemplar LH-21006a/b c.f *Concornis lacustris* (Cretácico Superior, Cuenca). Como comparación incluimos la pierna derecha de *Concornis lacustris* (representada dentro del recuadro). Las dos líneas dibujadas en el ejemplar de *Concornis lacustris* limitan el área equivalente en el ejemplar LH-21006. El ejemplar comparte con *Concornis*: presencia (1) de medula, surco intercondylar profundo en el Tibiotarso que socava el cóndilo proximalmente (#152 en [Chiappe, 2002](#)). Número 1: espacio intercondylar relleno de sedimento (contraplaca). Número 2: ausencia (0) de fusión de los metatarsos II y IV (#156 en [Chiappe, 2002](#)). Comparar con **Figura 37**



Figura 37. Fotografía del ejemplar LH-21006b (contraplaca) mostrando la articulación intratarsal. Vista posterior y representación de la posición de los distintos dedos.

intercondilar (#152 en [Chiappe, 2002](#)). La impresión de una profunda área condilar dividida por un surco intercondylar en epirelieve se puede observar en el ejemplar. No se pueden describir apomorfías definitorias de Enantiornithes, sin embargo, la pérdida de fusión entre los metatarsales II y IV, carácter primitivo (por otra parte ausente en Ornithuromorpha), nos sugiere afinidad con este grupo. Por consiguiente, el espécimen puede ser situado filogenéticamente dentro de Ornithothoraces pero no en Ornithuromorpha, lo que significa una posición dentro de Enantiornithes. Este estudio además sugiere que de acuerdo con la total fusión de las zonas epifisiarias y la presencia de una superficie del hueso lisa en las zonas diafisiarias, este ejemplar es adulto.

3.4.2.3 Descripción Histológica

Las observaciones realizadas sobre los cortes histológicos del ejemplar LH-21006 sugieren una cortical primaria enteramente compuesta por una OCL, con claras evidencias de al menos dos (quizás tres) líneas de parada de crecimiento (inglés, LAGs), y una cavidad medular delimita por un recubrimiento de hueso endostio laminar (**Figura 38**). Esto sugiere una situación similar a la descrita para las ejemplares de mayor talla de Enantiornithes ([Chinsamy et al., 1994, 1995](#); [Chinsamy y Elzanowski, 2001](#)), incluyendo la existencia de LAGs. Sin embargo, las observaciones realizadas en las secciones del ejemplar LH-21006 evidencian una situación más compleja. La cortical externa del hueso está formada verdaderamente

por hueso de fibras paralelas, formado por lagunas osteocíticas aplanadas, y no vascularizado (**Figura 39**). Esta estructura coincide con la observada en la formación de OCL en la mayoría de las aves actuales de pequeño tamaño en la madurez (Ponton *et al.*, 2004), y también con las descripciones de hueso cortical realizadas en ejemplares adultos de Enantiornithes (Chinsamy *et al.*, 1994, 1995; Chinsamy y Elzanowski, 2001). Sin embargo, la parte interior de la cortical es muy diferente. Progresivamente contiene una mayor abundancia de lagunas osteocíticas, con forma esférica más que aplanada (**Figura 39**). Esta región está interrumpida por algunos canales vasculares rodeados de hueso lamelar, confiriéndoles forma de osteona (**Figura 40**). La existencia de osteonas evidencia de manera clara y tajante la existencia de un ciclo de erosión/reconstrucción de hueso y nos hace suponer debido a su estructura, que aquí la osteona es secundaria (**Figura 40**). En algunas secciones es posible seguir los canales que salen de la osteona y se sumergen en la cortical profunda llegando hasta el hueso endostio (**Figura 41**).

3.4.2.4 Discusión

El yacimiento de Las Hoyas ha proporcionado ejemplares excepcionales dentro del grupo de las aves Mesozoicas. El primer ave descrita fue *Iberomesornis romerali*, seguida de *Concornis lacustris*, y *Eoalulavis hoyasi* (Sanz, *et al.*, 2002). Estos tres géneros aviares han sido descritos dentro del clado Enantiornithes (Chiappe, 2002; Sanz *et al.*, 2002). Todos ellos son ejemplares completos exceptuando, como ya hemos mencionado en otros apartados de la tesis, la ausencia en todos ellos del cráneo. Adicionalmente, se han encontrado en el yacimiento de Las Hoyas otros elementos óseos asociados a este grupo como: un pie aislado y atribuido a la especie *Iberomesornis romerali* (Sanz y Buscalioni, 1991; Sanz, *et al.*, 2002), y el espécimen a/b, placa y contraplaca que contiene un tibiotarso (su molde) y tasometatarso articulado derecho (vista anterior).

Algunas características independientes de la histología, descritos anteriormente (ver apartado de material histológico), sugieren que el material estudiado pertenece a un ejemplar adulto o cercano a la etapa adulta. Además, esto se confirma con la estructura del cortex o hueso compacto (capa de “laminillas circunferenciales externas”, OCL). No obstante, la zona interna del cortex registra todavía una fase de la ontogenia del ave cuando la deposición radial de hueso era más activa (tejido vascularizado por osteonas secundarias y mucho más rico en células osteocíticas, más globosas que en la zona externa de crecimiento lento). Esta estructura mantendría la evidencia de la transición entre la fase de crecimiento rápido en ejemplares recién

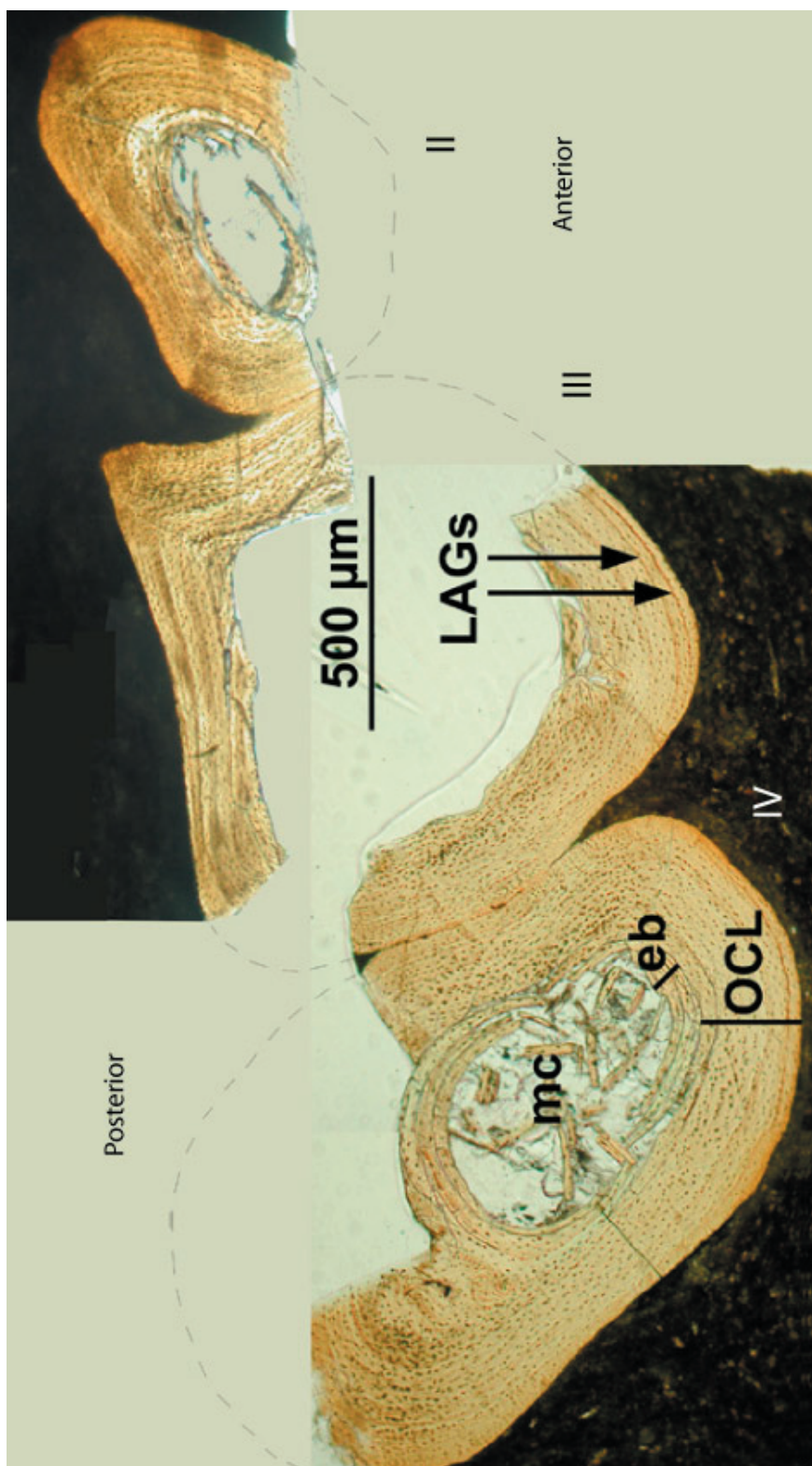


Figura 38. Vista general de las tres diáfisis de los metatarsos en vista transversal. El cortex está compuesto mayoritariamente por una OCL que tiene al menos dos LAGs y la cavidad medular está rodeada por hueso endóstico cubriendo de manera centripeta. Abreviaturas: eb: hueso endóstico; LAGs: líneas de parada de crecimiento; mc: cavidad medular; OCL: "laminillas circunferenciales externas" (cortex externo)

Figura 39. Detalle de de los dos metatarsos adyacentes no fusionados. El cortex externo contiene lagunas osteocíticas dispersas y aplanadas. Por el contrario, el cortex profundo contiene muchas más lagunas osteocíticas, con morfología globular más que aplanada. Abreviaturas igual que en **Figura 38**.

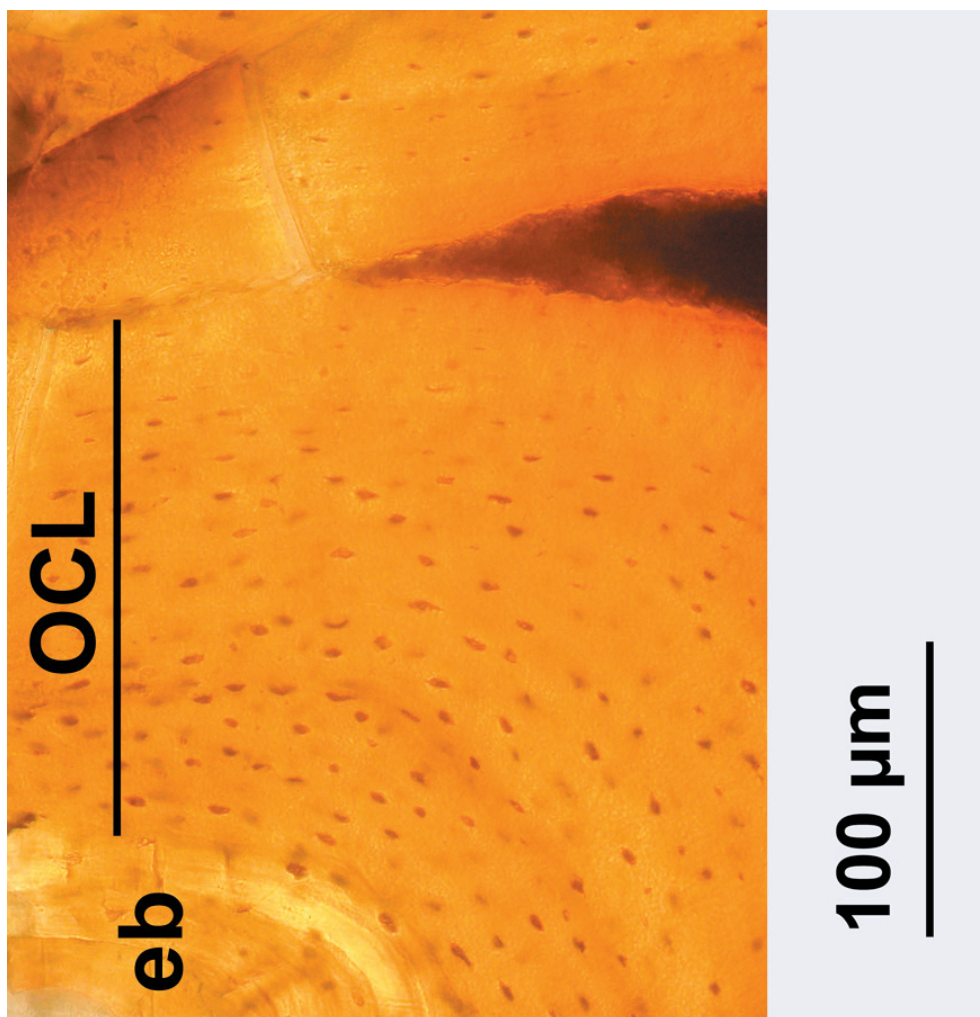


Figura 40. Canales vasculares rodeados de hueso lamelar. La relación de estas estructuras con el tejido primario sugiere la existencia de ciclos de erosión/reconstrucción (se: osteona secundaria, las otras abreviaturas como en figuras anteriores).

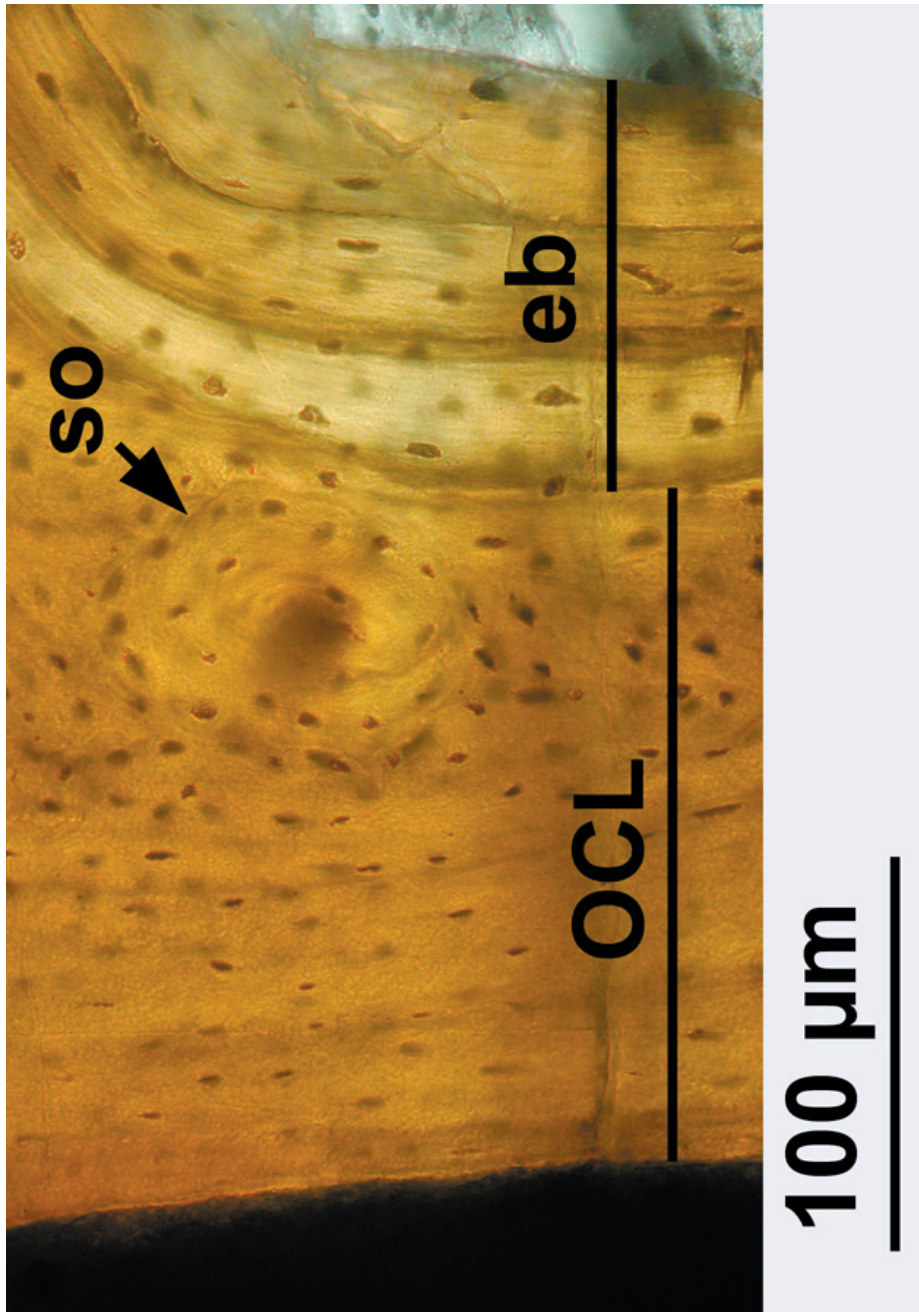
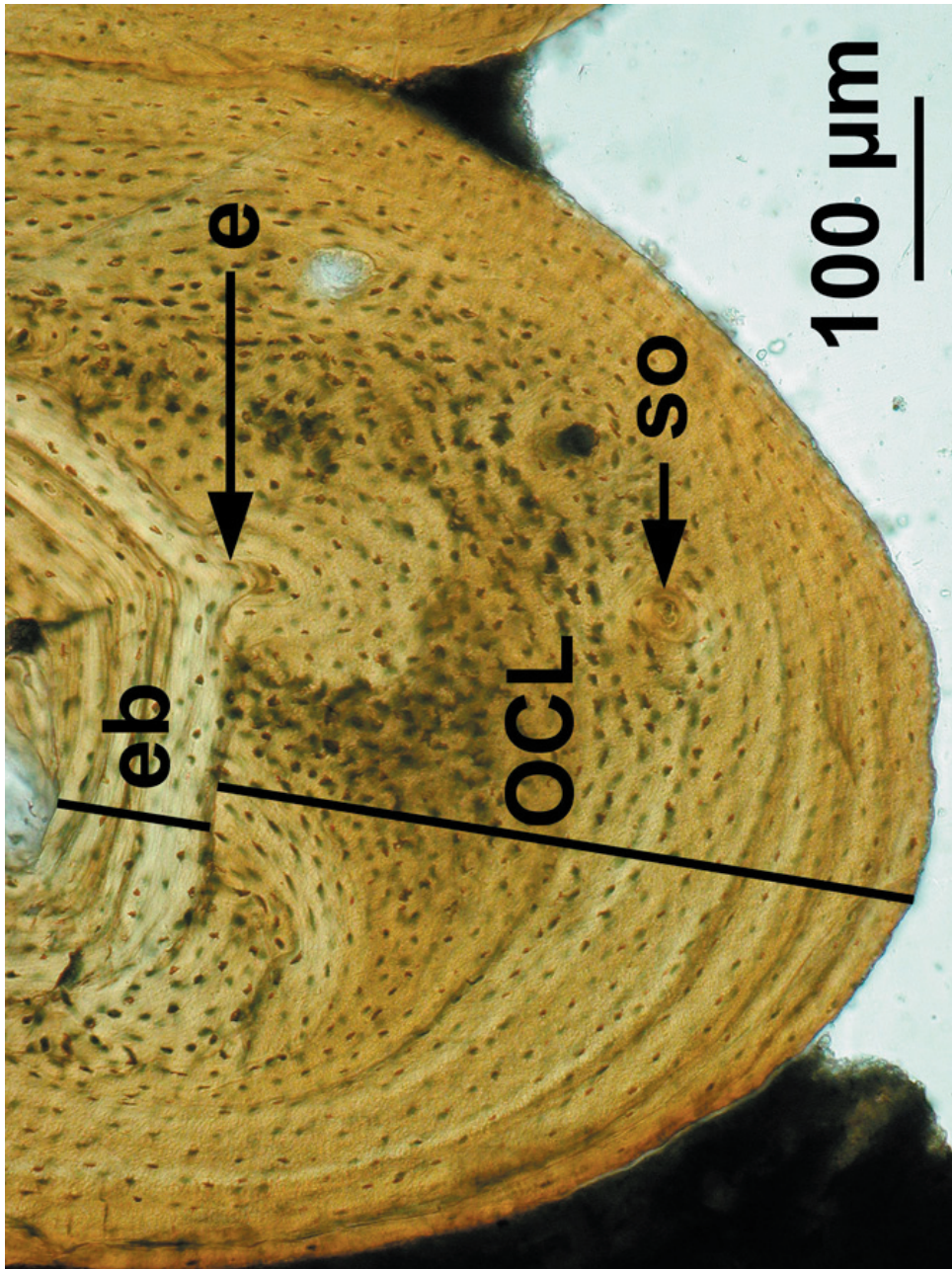


Figura 41. Salida (e) de un canal desde el hueso endostio que recubre revistiendo la cavidad medular, hacia el cortex interno de origen periostico.



eclosionados, tal y como fue descrito por [Chinsamy y Elzanowski \(2001\)](#), hacia la fase de crecimiento lento de las *Enantiornithes* adultas ([Chinsamy et al., 1994, 1995](#)). Debido a que la estructura todavía se retiene en el cortex profundo, se sugiere que todas las fases tempranas del crecimiento (no registradas por la expansión radial de la cavidad medular y la deposición centrípeta de hueso endostio) fueron también llevadas a cabo con una de una manera bastante rápida en *Enantiornithes*. En conexión con lo anteriormente expuesto, [Chinsamy et al. \(1994, 1995\)](#) ya resaltaron y describieron dos poblaciones de lagunas osteocíticas en los huesos de *Enantiornithes* adultas, pero aparentemente estos dos tipos de poblaciones osteocíticas nos se diferenciaban espacialmente en el hueso cortical, llegando a estar bastante mezcladas. En el material que aquí hemos analizado las diferencias son mucho más evidentes (ver **Figuras 39 y 40**), lo que indica o sugiere un cambio progresivo en la dinámica de crecimiento radial del hueso. Cualitativamente, el número de espacios celulares por unidad de volumen en las zonas profundas y externas del cortex también coinciden con esta interpretación. El desarrollo de una gran cantidad de hueso endostio finamente laminado alrededor de la cavidad medular, la existencia de osteonas secundarias para alojar los vasos sanguíneos en el cortex profundo, y la existencia de líneas LAG, sugieren que el ejemplar había alcanzado casi la condición de ejemplar adulto.

Teniendo en cuenta los datos descritos a partir del nuevo material estudiado sugerimos que, en al menos algunos ejemplares de *Enantiornithes* de pequeño tamaño la fase inicial de crecimiento rápido fue retenida durante algún tiempo en el crecimiento post-eclosión, haciendo que se alcance en poco tiempo un porcentaje significativo del tamaño final del ejemplar adulto (en cuestión de días o semanas). Por otro lado, el crecimiento adulto posterior pudo ser mucho más lento, quizás durante algunos años (asumiendo que las líneas de parada de crecimiento o LAG representen periodos anuales). No obstante, el cortex externo no vascularizada (OCL) representa al menos el 50 % del grosor de la cortical, lo que es un valor alto para aves ([Ponton et al., 2004](#)). Esto sugiere; a) la velocidad de crecimiento podría haberse ralentizado significativamente cuando el ave alcanzara la mitad del tamaño adulto (1/8 de la masa del cuerpo), o b) el grosor del tejido de hueso compacto sin vascularización podría haber sido mucho mayor entre *Enantiornithes* que entre las aves actuales (lo que merece futuras investigaciones).

Actualmente se conoce poco de la biología del desarrollo en el grupo de las *Enantiornithes*. Este grupo debió ser diferente de las aves actuales, pero las descripciones histológicas de las que hoy en día se dispone y la interpretación de la organización del hueso cortical adulto, respecto de las dinámicas trayectorias de

crecimiento óseo en aves, no sugieren necesariamente que las Enantiornithes habrían tenido un régimen de crecimiento diferente de las aves actuales de tamaño similar, y por lo tanto tasas o regímenes metabólicos diferentes.

3.4.3 Paleohistología de otros vertebrados fósiles de las Hoyas

3.4.3.1 Descripción Histológica

CLASE ANFIBIA

Orden Anura (LH-394a)

El ejemplar LH-394a, perteneciente a los anfibios anuros (Orden Anura) de la familia Discoglossidae encontrados en el yacimiento de las Hoyas. Posiblemente, la atribución específica de este ejemplar se pueda establecer entorno a alguna de las especies descritas para el yacimiento del Montsec (Cataluña) recopiladas en [Wenz \(1991\)](#).

Este ejemplar presenta una histología de hueso similar a la descrita en Anuros actuales de pequeño tamaño (ver [Castanet et al., 2003](#)). En la **Figura 42** (x10) se representa un corte transversal de la Tibia del ejemplar donde claramente se distingue como la cavidad medular está rellena de calcita. La morfología del hueso se conserva intacta, en parte gracias al relleno de calcita, que ha actuado previniendo el colapso de la cavidad. Las paredes del hueso parecen proporcionalmente finas respecto de la cavidad medular, que es proporcionalmente muy grande. El grosor del cortex o hueso compacto oscila entre el 7 y 16 % del total del diámetro del hueso. Se distingue hueso endostio rodeando la cavidad medular, y algunas estructuras que se protruyen del mismo (flecha negra en la figura). El cortex externo es de apariencia laminar avascular, y de origen periostico. En algunas zonas del cortex se distinguen canales vasculares oblicuos aunque la estructura general es bastante primaria. No se observan evidencias de líneas de parada de crecimiento (LAGs), sin embargo el hueso es claramente de un individuo adulto ([Enlow y Brown, 1956](#)).

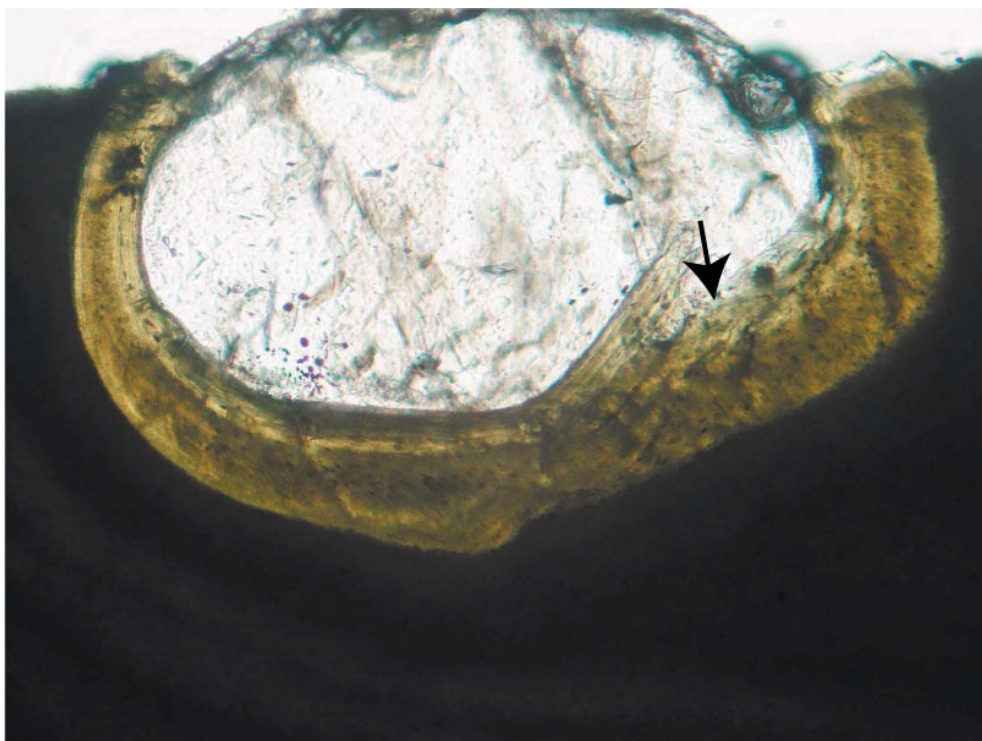


Figura 42. (x10). Sección transversal de la Tibia del ejemplar LH-394a. Se distingue que la cavidad medular está rellena de calcita, y el hueso endostio que rodea esta cavidad, presenta algunas estructuras que se protruyen del mismo (señalizado con la flecha).

CLASE REPTILIA

Orden Cheloni (LH-21901)

El ejemplar de tortuga, perteneciente al grupo de los quelonios, también se diferencia por ser un espécimen de pequeño tamaño. Su estructura histológica presenta poca remodelación de hueso, y carece de hueso haversiano. Seguramente en el caso de este ejemplar, estemos frente a un caso donde no podemos definir si es adulto o no ciertamente, pero si podemos decir que presenta una tasa lenta de crecimiento continuo (no cíclico). Algunas estructuras son similares a las descritas por [Enlow y Brown \(1957\)](#). La sección transversal del fémur (**Figura 43A**) (x10), muestra una cavidad medular pequeña con algunas cavidades accesorias de erosión y algún punto de reconstrucción secundaria de hueso (ver también descripción en [de Ricqlès, 1976](#)). El cortex es muy grande llegando a representar casi el 45% del diámetro total. La mayoría del cortex o hueso compacto es avascular, lamelar, y se diferencian fácilmente las lagunas osteocíticas y las fibras de Sharpey, pero no se distinguen ciclos de crecimiento en el cortex. Alguna de las zonas del cortex mantiene una estructura diferenciada con lagunas celulares globosas y orientadas radialmente. La **Figura 43B** identifica un corte transversal de la zona del caparazón o plastrón de la tortuga. Se distinguen en él bien diferenciadas las tres zonas típicas que forman la estructura tipo diploe (de dorsal a ventral): (a) cortex primario bien vascularizado, (b) esponjosa (colapsada), y (c) placa basal lamelar de aspecto aparentemente avascular (las líneas blancas en la figura representan los límites entre las capas). La estructura es muy similar a la descrita como típica en de huesos dérmicos, o la típica división del plastrón descrito para ejemplares del infraorden Pleurodira ([Company, 2004](#)). En la **Figura 43C** se muestra la histología de un detalle de la ornamentación del plastrón.

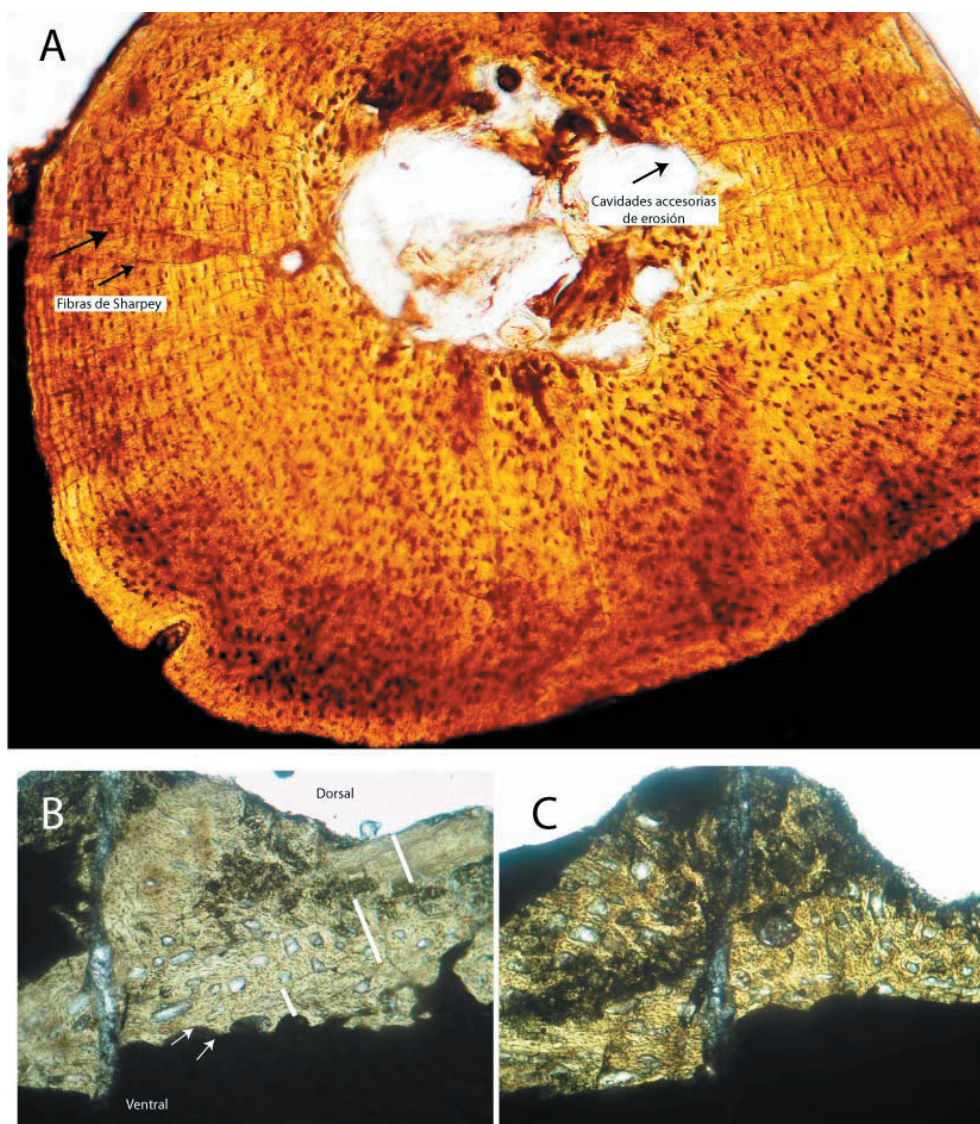
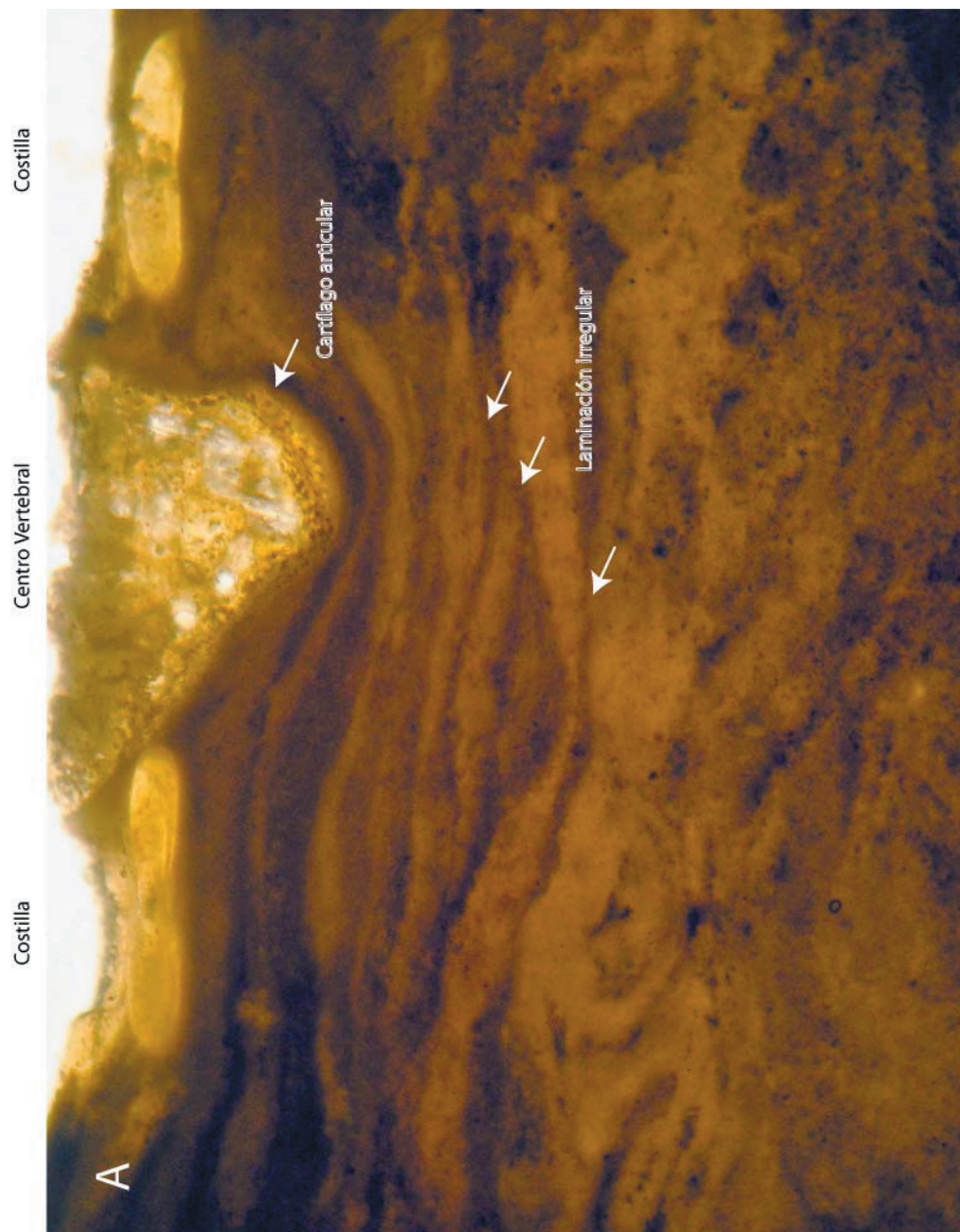


Figura 43. (x10). Secciones de hueso del ejemplar LH-21901. A) Sección transversal de Fémur donde se distinguen claramente una cavidad medular pequeña con cavidades accesorias de erosión. B) Corte transvesal de la zona del caparazón o plastron de tortuga. Se distinguen tres zonas (de dorsal a ventral): (1) costex primario bien vascularizado, (2) esponjosa (colapsada), y (3) placa basal de aspecto lamelar. C) Corte transversal de un detalle de la ornamentación del plastron.

Orden Squamata (LH-22399)

Por un lado, la **Figura 44A** muestra una sección transversal en el eje axial del ejemplar descrito como *Scandensia ciervensis* descrito por [Evans y Barbadillo \(1998\)](#). Se distingue la sección incompleta del centro vertebral posiblemente oblicuo (comprimido y situado en el centro) y de dos costillas situadas en ambos flancos. El hueso esponjoso interno del centro vertebral, está compuesto por hueso cancelar recubierto de un cortex interno delgado formado por un gran número de espacios celulares. Este cortex puede representar un recubrimiento de cartílago calcificado formando la superficie articular con las vértebras vecinas (externamente), y permitiendo el crecimiento del centro vertebral por osificación endocondral (internamente). Se pueden reconocer algunas lagunas condrocíticas entre las trabéculas de hueso, evidenciando de esta manera el origen endocondral de la esponjosa. Por otro lado, en la **Figura 44B** (x5) se muestra el detalle la sección transversal de la diáfisis de Tibia y Fíbula. Las diáfisis mantienen un cortex muy grueso rodeando a la cavidad medular. En el caso del Tibia el cortex ocupa entre el 22 y el 28 % del diámetro total de la sección diafisaria, mientras que en el caso de la Fíbula alcanza entre el 27 y el 40 % del diámetro total. El cortex está formado por tejido lamelar, no vascularizado, y con evidencias de ciclos de crecimiento (alrededor de 5 o 6) ([Enlow y Brown, 1957](#); [de Ricqlès, 1976](#)). En la Fíbula se distingue como el hueso endósteo depositado alrededor de la cavidad medular tiene forma de media luna, y se apoya sólo sobre una parte de la cavidad medular, lo que demuestra una tendencia lateral de crecimiento (señalado dentro de la cavidad medular de la Fíbula).

Figura 44. Cortes histológicos en el ejemplar LH-22399 (Lepidosauriforme). A) Sección transversal en el eje axial del ejemplar, distinguiéndose centro vertebral y dos costillas en la sección. B) Sección transversal de la diáfisis de la Tibia y Fíbula (página siguiente) caracterizados por un corte de aspecto laminar y poco vascularizado.





Orden Crocodyliformes (LH-17325)

En la **Figura 45A** (x 5) se muestra una porción de la sección transversal del húmero del cocodrilo (*Neosuchia*, [Buscalioni y Sanz, 1990](#); [Ortega et al., 2000](#)). El cortex parece muy complejo, probablemente podría representar un ejemplo excelente de toda la problemática del crecimiento y la forma (re-modelación) del hueso, en una misma fotografía. El cortex interno es de tipo Haversiano (osteonas secundarias), y en algunas zonas identificamos erosión local donde se ha depositado hueso otra vez. Cerca de la superficie, en el cortex más externo, se pueden diferenciar 1-2 líneas de parada de crecimiento (LAGs, ver **Figura 45B**). El hueso en esta zona es atravesado por canales que conforman un sistema primario (osteonas primarias). El cortex fibrolamelar primario formando una cuña (**Figura 45B**), sugiere un crecimiento rápido (al menos localmente), sin embargo el hueso Haversiano se identifica con un esqueleto maduro y las líneas de parada de crecimiento (LAGs) sugieren lo mismo. Desafortunadamente las secciones del cocodrilo son epifisiarias del mismo hueso, lo que no nos permite chequear con precisión la estructura de la zona epifisiaria. Sin embargo, esta superficie en sí misma es muy fina y el hueso cancelar que aparece por debajo está bien osificado (endocondral). Todo esto sugiere que el ejemplar había alcanzado la edad adulta.

La histología descrita para este ejemplar parece no coincidir del todo con la descrita en ejemplares de grupos afines dentro de *Neosuchia* como es el caso de *Bernissartia fagesii* ([Buscalioni y Sanz, 1990](#)). Además, a diferencia de los cocodrilos y caimanes actuales ([Enlow y Brown, 1957](#); Lámina XXI, Figuras 2-8, p. 201, [de Buffrenil, 1980a y 1980b](#)), en el ejemplar que hemos descrito existe un proceso de osteogénesis secundaria formándose en el cortex interno o primario, osteonas secundaria (sistema Haversiano) bien diferenciadas. Normalmente, en las secciones de hueso de cocodrilos y caimanes actuales, ocasionalmente se puede reconocer un sistema protohaversiano incipiente en el hueso esponjoso de la cavidad medular ([Enlow y Brown, 1957](#)), y el cortex es laminar y está atravesado por canales longitudinales rodeados de anillos traslúcidos (hueso no celular). Esta estructura asociada a los vasos sanguíneos evidencia un sistema de osteonas primarias, muy similar seguramente al que describimos en la parte más externa del cortex de nuestro ejemplar.

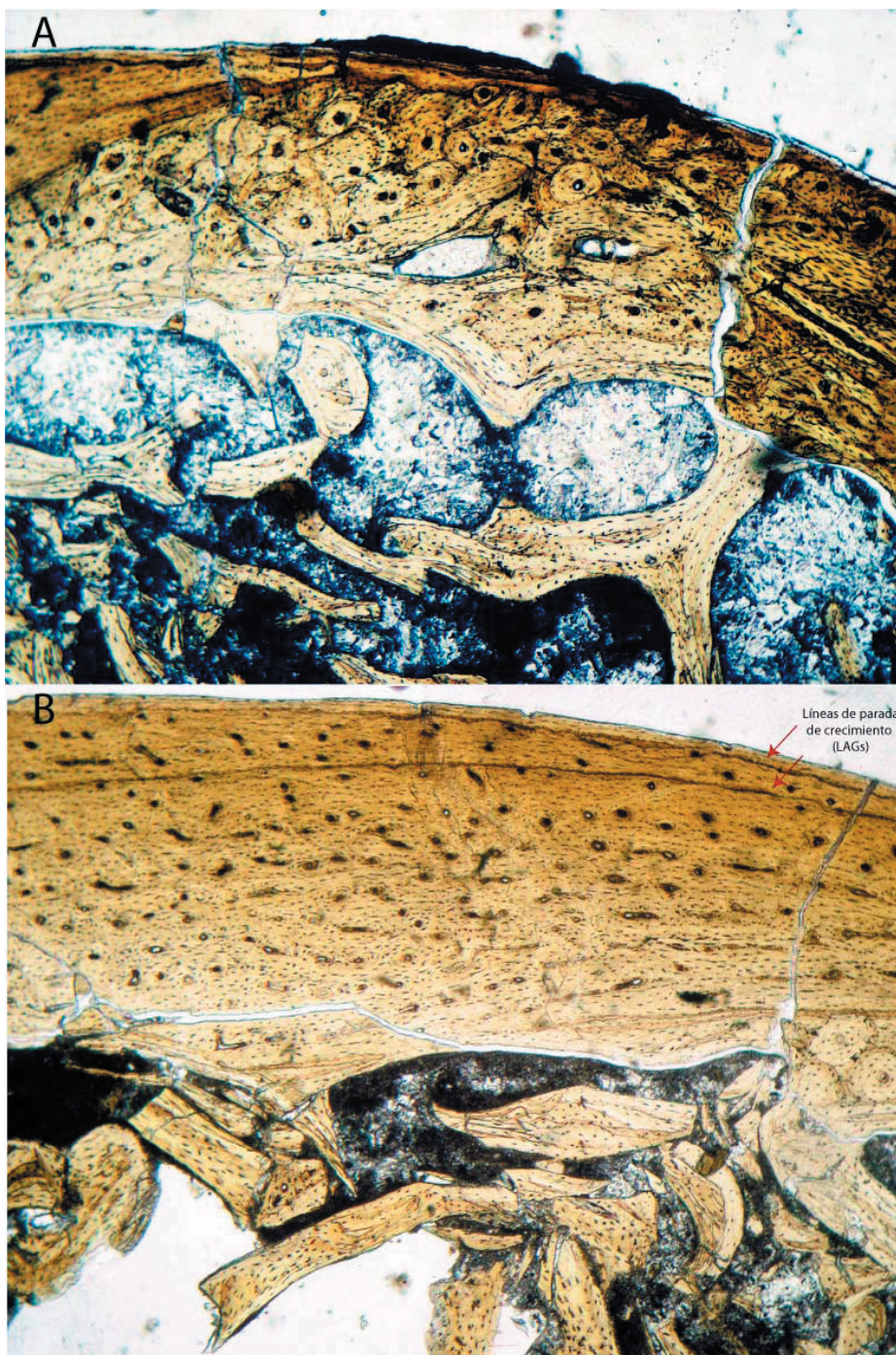


Figura 45. Corte transversal de Húmero de cocodrilo (LH-17325). A) Cortex del Húmero de cocodrilo evidenciando su compleja estructura (x5). B) Detalle del corte anterior donde podemos distinguir líneas de parada de crecimiento (x10).

Orden Dinosauria (LH-7777)

En la **Figura 46A** (x5) se muestra la sección transversal en la zona metafisiaria de una costilla de dinosaurio terópodo (*Pelecanimimus polyodon*, Familia Ornithomimosauridae) (Pérez-Moreno, 1994). El hueso endostio conforma una estructura trabecular que limita una cavidad medular amplia. Entre el las trabéculas de hueso existen algunas zonas de erosión que han experimentado deposición de hueso secundario en su periferia. El cortex primario (donde puede existir al menos un ciclo de crecimiento, **Figura 46B**), está dividido en dos partes, pero la mayoría constituido por tejido óseo primario, con pocos canales vasculares de pequeño diámetro organizados como osteonas primarias. La mayoría del cortex externo es muy fino y delimitado internamente por una línea de reabsorción (está formado por hueso lamelar no vascularizado formando lo que se denomina el EFS o “external fundamental system”). Existe algo de sustitución haversiana en el cortex interno lo que sugeriría condición de ejemplar adulto (osteonas secundarias) (ver Klerk *et al.*, 2000 para comparar con la estructura histológica de un ejemplar juvenil). Además, la sección transversal fue extraída de la zona diafisiaria de la costilla, con lo que el estado adulto se correlaciona con la diferenciación encontrada en las distintas partes del cortex (fase inicial de crecimiento rápido en el cortex primario, seguida de un crecimiento adulto de carácter lento donde encontramos hueso avascular).

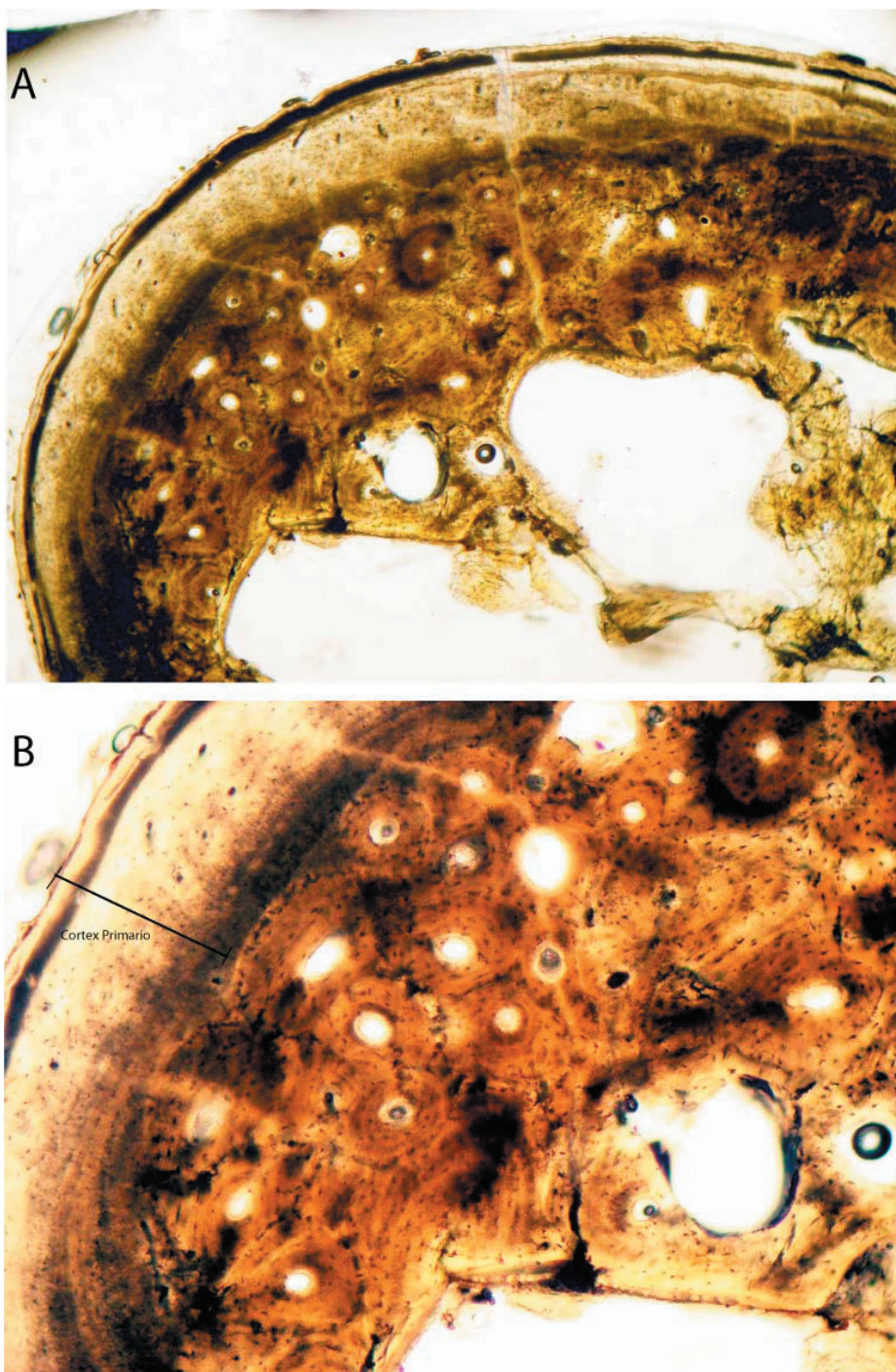


Figura 45. Corte transversal en una costilla de *Pelecanimimus polyodon* (LH-7777). A) Visa general del corte de costilla donde se distinguen las distintas partes del cortex (x5). B) Detalle del mismo corte donde distinguimos la estructura del cortex primario (x10).

3.4.3.1 Discusión y Conclusiones

Después de realizar cortes e inclusiones del material, se realizaron secciones de hueso *in situ*, manteniendo parte de la matriz de roca rodeando el hueso, y haciendo que el material fósil se viese lo menos afectado posible por el proceso mecánico de corte. La mayoría de las secciones histológicas presentadas en este apartado se corresponden con cortes de la diáfisis del hueso. La matriz que contiene a estos ejemplares es roca caliza de grano muy fino donde se pudo distinguir claramente una microestratificación irregular (ver **Figura 44A**). Líneas oscuras (posiblemente de mayor contenido orgánico), se alternan con otras más translúcidas. En general las estructuras conservadas en el interior del hueso mantienen intacta su estructura originaria, sin embargo existe colapso de las cavidades medulares, y en algún ejemplar se puede distinguir una ligera erosión superficial con eventual descamación del hueso.

Como en otras clases de vertebrados (p. ej. mamíferos), los anfibios y los reptiles, no presentan un patrón único y común en la estructura de hueso. La mayoría los anfibios y reptiles, extintos y actuales, presentan un hueso de alta densidad (más delicado en anfibios), fuertemente laminado, con hueso endosteal bien desarrollado y en la mayoría de los casos avascular ([Enlow y Brown, 1958](#)). Tortugas y cocodrilos parecen mantener un sistema de hueso primario (osteonas primarias) donde se establece algunas lagunas de remodelación de hueso (cavidades accesorias de erosión, ver **Figura 43A**). Excepcionalmente, como hemos visto en la descripción histológica, algunas formas de cocodrilos pueden presentar remodelación haversiana constituyendo un hueso maduro de osificación secundaria (sistema verdadero de Havers). Realmente, sólo los grupos de reptiles saurischios y ornitischios, parecen presentar un tejido compacto adulto donde se diferencian claramente distintos procesos osteogénicos.

Todos los especímenes estudiados de la colección de Las Hoyas, son vertebrados de pequeña talla (anfibio, reptiles, dinosaurios, cocodrilos, y aves). La cuestión que se nos plantea es saber si todos los ejemplares estudiados son adultos de pequeña talla o podrían ser juveniles. Los únicos ejemplares de gran talla son los ejemplares de dinosaurio y cocodrilo. Por un lado, el cocodrilo definitivamente muestra dentro de algunas zonas del cortex hueso primario, que normalmente se asocia con crecimiento rápido (lo que sugiere condición juvenil), pero otros datos como la existencia real de canales de Havers en el cortex interno mitigan esta conclusión (ver descripción). En definitiva, este ejemplar no está desarrollado del todo pero es claramente un ejemplar adulto. Por otro lado, *Pelecanimimus polyodon* (LH-7777) muestra también alguna

porción de hueso fibrolamelar primario en el cortex interno (sugiriendo crecimiento rápido), pero el desarrollo de hueso Haversiano (reconstrucción secundaria), y las posibles líneas de parada de crecimiento (LAGs) en el cortex, evidencian que el crecimiento alcanzó una etapa de ralentización o lo que es lo mismo, un desarrollo similar al alcanzado en el estado adulto del ejemplar.

El ejemplar de *Lepidosauromorpha* es claramente un adulto de pequeño tamaño, con un tejido óseo similar al de ejemplares actuales, lo mismo que sucede en el caso del ejemplar de *Anfibio*, a pesar de que en este no existen líneas de parada de crecimiento evidentes. La tortuga no nos aporta demasiada información a la hora de discernir si se trata de un ejemplar adulto. Aparentemente parece seguir un patrón de crecimiento continuo con una tasa moderadamente baja. La ausencia de hueso Haversiano sugiere que todavía no ha alcanzado la etapa adulta completa.

La impresión general extraída del análisis histológico, es que parece que el ecosistema decididamente actúa como un filtro, favoreciendo especies de pequeño tamaño. Incluso en los especímenes que muestran etapas todavía de crecimiento activo (inmaduros como puede ser la tortuga), se tiene la sensación de que nunca alcanzarán mayores tamaños. De manera preliminar podemos lanzar la siguiente hipótesis sobre las condiciones del ecosistema de Las Hoyas. La fina laminación encontrada en las calizas nos indica que provienen de depósitos continentales. Además, la evidente pero irregular microestratificación, no sugiere necesariamente una dinámica lacustre como se ha interpretado para este yacimiento. Según esto, la deposición de las calizas podría estar relacionada con un ecosistema similar a una zona continental de marisma, rica en aguas carbonatadas provenientes de las cascadas travertínicas que suelen rodear a estos ecosistemas (marismas básicas, o “basic swamps”). Estas marismas, suelen estar formadas por microislas con bastante vegetación, que a veces sólo emergen unos centímetros por encima de la superficie del agua, y que están separadas por canales irregulares y poco profundos, o pequeños charcos (las corrientes suelen ser mínimas). En este ambiente, casi todo lo que cae al agua es rápidamente incluido en el sedimento. Este ambiente es estacional, variando la cantidad de agua y sus corrientes, a lo largo de las diferentes estaciones. En estos ambientes suelen encontrarse abundante fauna y flora, donde encontramos pequeños árboles, arbustos, helechos, y musgos, y un variopinto grupo de animales formado por pájaros, insectos, y vertebrados de todo tipos, donde todos se pueden caracterizar por su pequeña talla.

3.4.4 Resumen de conclusiones

1. Histología de Enantiornithes:

(a) Las diferentes poblaciones de lagunas osteocíticas descritas, y la existencia de osteonas secundarias, son signos de la transición entre una fase de crecimiento rápido en ejemplares recién eclosionados, y una fase de crecimiento lento característica de ejemplares adultos.

(b) La fase inicial de crecimiento rápido es retenida durante algún tiempo post-eclosión, haciendo que se alcance en poco tiempo un porcentaje significativo del tamaño final del adulto. El crecimiento adulto posterior puede considerarse mucho más lento (quizás de años si se asumen que las LAGs representen ciclos anuales).

(c) Cortex no vascularizado representa al menos el 50 % del grosor de la cortical lo que puede implicar que:

- La velocidad de crecimiento se ralentiza al alcanzar la mitad del tamaño adulto (1/8 de la masa del cuerpo).

- Hueso compacto no vascularización es mayor entre Enantiornithes.

(d) El régimen de crecimiento inferido a través de las descripciones histológicas, sugieren que las Enantiornithes habrían tenido un crecimiento similar a las aves actuales de tamaño similar, y por lo tanto su fisiología no tendría porque ser diferente (endotermia).

2. Histología de otros vertebrados fósiles

(a) En todos los ejemplares excepto la tortuga se diferencian caracteres para identificar el estado adulto en los ejemplares (principalmente osteonas secundarias o hueso haversiano).

(b) Todos los ejemplares parecen haber alcanzado un tamaño de cuerpo próximo al tamaño del individuo adulto (final del crecimiento), sin embargo, todos parecen representar tallas pequeñas con respecto a individuos de su mismo grupo filogenético.

(c) Sólo se evidencia procesos de osificación haversiana (osteonas secundarias) en los reptiles arcosaurios. El caso descrito en el cocodrilo se separa de la descripción que se suele dar como habitual para este grupo (tanto en ejemplares fósiles como actuales, y se evidencia hueso haversiano bien definido).

Capítulo

4

Conclusiones Generales

Aprendizaje técnico y colaboraciones científicas

El trabajo desarrollado como investigación tesis se ha llevado a cabo en su gran mayoría gracias a la concesión, por parte del Ministerio de Ciencia y Tecnología, de una beca FPI (Formación de personal Investigados), concedida por una duración máxima de cuatro años en Julio de 2002. A esta beca adscrita al proyecto “Representatividad de los ecosistemas continentales cretácicos en el registro español. Análisis del sesgo y la diversidad” (BTE2001-0185-C02-01), dirigido por la Dra. Ángela Delgado Buscalioni, hay que sumarle las ayudas concedidas por el Ministerio de Ciencia y Tecnología para realizar estancias breves en el extranjero por un total de seis meses durante los años 2003, 2004, y 2005.

A lo largo de toda esta investigación de tesis hemos utilizado diferentes metodologías de análisis que han necesitado, en la mayoría de las ocasiones, un aprendizaje técnico previo. Este aprendizaje se ha llevado a cabo en colaboración con grupos de investigación europeos y americanos, con los que se ha establecido una relación científica desde la cual se pretende seguir generando trabajos en el futuro.

Experimentación actuotafonómica

Para la preparación del experimento actualista fue necesario la búsqueda de un recinto donde se redujesen al máximo las interferencias externas (p. ej. lluvia, carroñeo). El umbráculo cedido por Jesús Manuel Peñalosa Olivares (Departamento de Química Agrícola, Geología and Geoquímica, Universidad Autónoma de Madrid), nos permitió acotar estos problemas y optimizar los pocos recursos de los que se disponía. También fue necesario la recopilación y aprendizaje de las técnicas más actuales en el tratamiento de cadáveres o carcasas, con el fin de extraer la máxima información de esta experiencia. Aunque pueda parecer sencillo, este tipo de estudios experimentales son de por sí complicados, y además no está muy extendido en Tafonomía, con lo que fue necesario acudir a otras disciplinas para obtener

información apropiada de cómo llevar a cabo la experimentación. El proceso de documentación previo a la realización del experimento, se debe en gran medida a la colaboración desinteresada del Dr. Francisco Etxeberria (Departamento de Medicina Legal y Forense, Facultad de Medicina y Odontología de la Universidad del País Vasco / Euskal Herriko Unibertsitatea), que se ha encargado del asesoramiento científico aportando la bibliografía especializada y conocimientos personales necesarios para el diseño y desarrollo del experimento.

Los resultados de esta experimentación se encuentran en la actualidad en proceso de publicación ([Cambra-Moo y Buscalioni, enviado](#)), y en los últimos meses se ha puesto en marcha un nuevo experimento. En esta ocasión se han ajustado aspectos técnicos de la experimentación, pero se está siguiendo un protocolo similar en la toma de datos forense (cualitativo y cuantitativo). En este nuevo experimento, planteado como proyecto fin de carrera de José F. Rodrigo Quejigo, se ha tratado de simular la descomposición de huevos de ave con embrión a término (*Gallus gallus*), en distintas condiciones de enterramiento.

Técnicas paleohistológicas y esqueletocronológicas

Los cortes histológicos utilizados en el análisis realizado en huesos de vertebrados fósiles del yacimiento de Las Hoyas, se realizaron en colaboración con el Dr. Armand de Ricqlès, y el Dr. Jorge Cubo, ambos pertenecientes al “Equipe de formations squelettiques” de la universidad Denis Diderot de París (UMR 8570, Paris VII). El aprendizaje técnico se realizó durante dos estancias breves desarrolladas en los otoños de 2003 y 2004 en la universidad parisina, y fue supervisado en todo momento por la técnico Marie Madeleine Loth.

A través de la colaboración científica establecida con el “Equipe de formations squelettiques”, se ha desarrollado una publicación científica sobre la histología del grupo de las Enantiornithes ([Cambra-Moo et al., 2006](#), incluida en la tesis). En esta publicación aporta datos inequívocos que infieren en este grupo de aves cretácicas una fisiología muy similar a las aves actuales de igual rango de tamaño (endothermia). Además, en la actualidad, se está finalizando un nuevo trabajo donde se discuten las implicaciones filogenéticas que tiene la proporción de hueso compacto no vascularizado encontrado en el de Enantiornithes.

Análisis de tejidos fosilizados

El aprendizaje técnico y teórico necesario para realizar el análisis del contenido en materia orgánica de ejemplares fósiles, se debe a la colaboración con el Dr. Derek E. G. Briggs y el Dr. Neal Gupta (Department of Geology and Geophysics, Yale University). Durante los meses de Septiembre y Octubre de 2005, se realizó una estancia breve en el departamento de Geología de la universidad de Yale (New Haven, USA). Los análisis de pirólisis, tanto pirólisis-GC/MS como TMAH-pirólisis-GC/MS, fueron llevados a cabo en colaboración con la Universidad de Bristol, y el “Massachusetts Institute of Technology” (Dr. Gordon Love). Tanto las fotografías realizadas en el microscopio ambiental de barrido (ESEM), como los análisis de dispersión de rayos-x en el microscopio electrónico (EDAX), fueron llevados a cabo en el servicio de microscopía electrónica Princeton Gamma-Tech (New Jersey, USA).

De la colaboración establecida con el grupo de la universidad de Yale, se ha planteado la publicación de los resultados del análisis fosildiagenético (contenido en materia orgánica) en una publicación que se encuentra en fase de finalización (Cambra-Moo *et al. in prep*). Estos resultados complementan lo realizados en 1997 (Briggs *et al.*, 1997), donde se estudió la conservación de tejidos blandos y conservación mineral en el dinosaurio *Pelecanimimus polyodon*.

Campos de Aplicación y Proyección de futuro

Las posibles líneas de investigación abiertas a través del trabajo realizado en las colaboraciones anteriormente citadas, se proyectan en varios campos científicos.

(a) La experimentación actuotafonómica en carcacas de aves, ha dado pie no sólo a la utilización de los datos actualistas en la comparación con ejemplares fósiles (inferencia del ambiente de producción) ([Cambra-Moo y Buscalioni, enviado](#)), sino que también ha abierto una vía exploratoria dentro del ámbito estrictamente forense. Los datos extraídos del experimento plantean nuevas hipótesis acerca del desarrollo postmortem en cadáveres (sobre todo las particularidades relacionadas con la ontogenia mencionadas en [Mann *et al.*, 1990](#)), que en un sentido purista, son aplicables incluso en las investigaciones criminalísticas en humanos ([Payne, 1965](#); [Goff, 2000](#)).

Tal y como explicamos durante el Capítulo 2 las carcacas fueron enterradas después de alcanzar un estado avanzado de descomposición (exactamente a los 18 días). El objetivo es mantenerlas al menos dos años enterradas, ya que según estudios previos, es necesario al menos un año, en condiciones de exposición subaérea, para que sea realmente evidente la descomposición de la piel y del plumaje de las aves ([Brand *et al.*, 2003](#)). Es por eso, que al no haberse cumplido este plazo mínimo, no se ha procedido al desenterramiento de las carcacas. Además, se necesita diseñar previamente un protocolo de excavación que nos permita: 1) conocer el estado de desarticulación, ausencia, y solapamiento de huesos en cada carcaca, aunque todavía existan tejidos blandos, 2) obtener muestras del sedimento a distintas profundidades para analizar la transformación en la composición química del suelo, y 3) extraer muestras de tejido óseo y blando para analizar su composición, y realizar análisis histológicos.

(b) El estudio de la dispersión en ejemplares fósiles, tanto de los estados como de las secuencias de dispersión, establece una línea de trabajo desde la cual, a través del modelo del tafoespacio, podremos caracterizar las asociaciones de vertebrados

de diferentes tipos de yacimientos. Los estudios realizados hasta ahora (estado y secuencias de dispersión, y variación angular y tamaño de módulos), deben ser ampliados en posteriores trabajos donde por ejemplo: 1) estudiemos la dispersión en cada uno de los grupos de arcosaurios de manera particular, ampliando en la medida de lo posible la muestra, y reconociendo los posibles orígenes de las diferencias encontradas en los estados y secuencias de dispersión (morfológicos o tafonómicos); y 2) analicemos yacimientos donde el origen de producción sea conocido e idéntico para los ejemplares analizados (p. ej. trampas naturales).

(c) Los estudios paleohistológicos realizados en el material de la colección de Las Hoyas, han establecido el punto de partida desde el cual plantear nuevas hipótesis de trabajo en la identificación de posibles sesgos paleobiológicos y paleoecológicos. Los estudios realizados nos han permitido ahondar en el conocimiento de aspectos de la ontogenia, filogenia, y biomecánica de los grupos biológicos estudiados ([Cambra-Moo et al., 2006](#)), lo que nos hace pensar en lo imprescindible de una aplicación sistemática de este tipo de estudios a la hora de plantear cualquier análisis del registro fósil. Además, a través de paleohistología hemos aportado información sobre el estado de conservación en los ejemplares fósiles. Esta línea híbrida de investigación, donde se conectan datos paleobiológicos y tafonómicos, está poco desarrollada hoy en día, y nos sitúa ante un amplio abanico de posibilidades todavía por explorar.

(d) Los análisis fosildiagnéticos realizados en los ejemplares del yacimiento de Las Hoyas, nos han abierto un amplio campo de trabajo desde el cuál poder caracterizar la fosilización en cualquiera de sus etapas (fosildiagénesis temprana y tardía). Desde el nivel de organización de los tejidos hasta el nivel molecular, existe mucha información que debe ser analizada e interpretada dentro del contexto tafonómico. Este tipo de análisis estructurales y de composición, no sólo completan los estudio de restos fósiles con otros datos diferentes, sino que además, plantea nuevas problemáticas sobre el proceso de fosilización que hasta hace relativamente pocos años, eran desconocidas (conservación de materia orgánica, [Briggs, 2000](#)). Hoy en día los análisis químicos en ejemplares fósiles, nos indican que existen mecanismos de conservación donde se retienen moléculas originarias de los organismos, o al menos los productos de la descomposición de las mismas. Estos datos plantean nuevas vías de estudio para aproximarse al conocimiento de los organismos del pasado, y por supuesto, de los procesos que han promovido su conservación.

Conclusiones Generales

Datos Actualistas: Actuotafonomía de *Gallus gallus*

1. La descomposición de carcasas juveniles y adultas es diferente. La variación morfológica durante la ontogenia de un organismo puede ser explicada a través de los cambios en la relación superficie / volumen (**Figura 9**). Es decir, un organismo juvenil tiene en proporción mucha más superficie que volumen, lo contrario que en un ejemplar adulto. Estas diferencias en la relación superficie / volumen pueden ser el origen de las diferencias encontradas en las tasas de descomposición para cada uno de los grupos de edad, siendo estas más rápidas en ejemplares adultos.
2. Se ha visto que la extensión temporal de las distintas fases del proceso de descomposición de una carcasa (fases postmortem), y la intensidad de las alteraciones producidas en ellas, dependen tanto de factores intrínsecos al organismo (estado de desarrollo biológico de cada ejemplar), como de factores extrínsecos o ambientales (condiciones físicas y químicas del ambiente donde se produzca la descomposición). En menor grado, la descomposición puede verse afectada por la posición de muerte del ejemplar.
3. La descomposición subaérea y en condiciones de enterramiento bajo sedimento mantienen una dinámica similar de pérdida de masa (**Figura 7**), y cuando las carcasas de ambos medios tienen posiciones laterales, la orientación de la cabeza es la misma. En la exposición subaérea la producción de gas ocasiona; desarticulación y pérdida de huesos (ver **Figura 8 y 9**), separación de la piel en las patas, y el desprendimiento de plumas. Mientras que los ejemplares enterrados se ven afectados por procesos como la adhesión al sedimento de tejidos blandos (tegumento y plumas), y por el colapso en el esqueleto debido al peso del sedimento (alrededor del día 14 en los ejemplares pequeños).
4. En el medio acuático las alteraciones postmortem producen un grado superior de distorsión. El *rigor mortis* amplificado por la hidratación de los tejidos, produce

fuertes curvaturas en las carcasas (**Figura 8 y 9**), que tras un periodo de flotación de al menos 18 días, produce severas torsiones y desarticulaciones en los esqueletos (debido a la salida del gas de la descomposición).

5. La ausencia o mal desarrollo de las fases postmortem localizada en algunos ejemplares del experimento puede ser debida: a un estado de inmadurez en el desarrollo de los microorganismos que componen la flora y fauna intestinal, como es el caso de los ejemplares más pequeños (embriones de 19-20 días, ver **Figura 6A-C**), o a que el proceso de congelación-descongelación puede haber alterado químicamente los tejidos, desnaturalizando por ejemplo las proteínas que constituyen los constituyen (Micozzi, 1997). Cuando no existe piel las carcasas momifican casi de inmediato por deshidratación y la descomposición cursa sin oscilaciones en el volumen (descomposición llevada a cabo por microorganismos).

Datos paleontológicos: Factores implicados en el proceso

Bioestratinómico de ejemplares fósiles

Morfología y modularidad

6. La posición de enterramiento en los ejemplares fósiles refleja las restricciones que la morfología de cada grupo taxonómico impone en la fase bioestratinómica (**Figura 14**). Sólo se ocupa un 30% de las pociones teóricas posibles en el Tafoespacio. Por un lado, los dinosaurios y las formas basales de aves presentan preferencialmente posiciones laterales. Por otro lado, cocodrilos, lagartos y las aves del género *Confuciusornis* presentan posiciones dorsales o ventrales, mientras que las aves modernas y los pterosaurios no parecen seguir una tendencia preferencial.

7. Además, los patrones descritos en el estudio de la dispersión de ejemplares fósiles establecen que:

(a) La desarticulación y ausencia de huesos se correlacionan en un 84 % de los casos, identificando que los dos procesos tienen un comportamiento muy similar y pueden ser interpretados como una única variable (Rho de Spearman para un total de 122 ejemplares; $t = 16.94$, $r = 0.840$, $p < 0.01$).

(b) Existe un patrón general de correlación negativa entre la desarticulación-ausencia y el solapamiento, es decir por lo general a un mayor valor de la desarticulación, le corresponde un menor solapamiento (Rho de Spearman; $r = -0.35$, $p < 0.01$).

(c) Las posiciones laterales favorecen el solapamiento previniendo la desarticulación de las unidades anatómicas (posición protectora). Mientras que las

posiciones dorso-ventrales presentan bajos valores de solapamiento y un amplio abanico de valores desarticulación-ausencia.

8. El patrón de desconexión está íntimamente relacionado con la pérdida de volumen en la carcasa (efecto de la carga litostática), y es un proceso modular (p. ej. desarticulación de aves). Las secuencias de desarticulación de Aves y Pterosauria (**Figuras 17A y B**) presentan patrones únicos dentro de la muestra. La secuencia de Aves sugiere el aumento en la resistencia a la desarticulación debido a la novedad evolutiva del aparato volador (Sanz, 1999). En la secuencia de Pterosaurios la presencia de “pteroid” (hueso extra de que soporta la membrana anterior de vuelo), y del “patagio”, hacen que se mantenga unidos en la descomposición los huesos de las extremidades anteriores y posteriores.

9. Como patrón general no se describen diferencias significativas entre la desarticulación y el solapamiento en los distintos yacimientos (**Figuras 13A y B**). Sin embargo, los ejemplares del yacimiento de Solnhofen (depósito tipo lagoon) muestran diferencias en los niveles de dispersión respecto al resto de los ejemplares de la muestra, siendo en este caso los niveles de solapamiento ciertamente elevados.

Medio de producción bioestratigráfica

10. La variación angular de los diferentes módulos corporales descrita para la posición de muerte de cada ejemplar, puede ser utilizada en la caracterización del medio de producción bioestratigráfica (**Figura 19 y Figura 20B**).

11. Para la producciones subaérea parece que son las posiciones ventrales las dominantes (Cabeza, $\approx 90^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo, $120 - 160^\circ$; Pierna izquierda, $210 - 270^\circ$; Pierna derecha, $290 - 330^\circ$). Las carcasas sufren desarticulación sobre todo en la zona del cráneo debido a la acumulación de gas, tanto en juveniles como en adultos (ver también **Figura 8**), sin embargo los ejemplares adultos tienen un porcentaje mayor de desarticulación debido a que las variaciones en el volumen son más pronunciadas.

12. En la producción limitada a condiciones de rápido enterramiento sin exposición subaérea (Cabeza, $60 - 120^\circ$; Brazo derecho, $30 - 60^\circ$; Brazo izquierdo, $120 - 160^\circ$; Pierna izquierda, $210 - 270^\circ$; Pierna derecha, $300 - 330^\circ$), la conservación de tejidos blandos parece sufrir un control positivo (incluyendo estructuras tegumentarias como plumas, pelos, etc.). La conservación de tejidos blandos, las impresiones, e incluso réplicas de estructuras, se verán favorecidas en estos casos debido a la ralentización en la tasa de descomposición (oscilación menor de la temperatura, y no existe actividad insectil debido a la ausencia de oxígeno).

13. La producción en agua genera fuertes torsiones en la región del cuello, las extremidades anteriores se mantienen replegadas sobre el pecho, y se mantienen las patas estiradas (Cabeza, 1^{er} - 4^o cuadrante; Brazo derecho, 60 – 180°; Brazo izquierdo, 60 – 120°; Pierna izquierda, 180 – 270°; Pierna derecha, 110 – 300°). Estas posiciones de muerte caracterizan un corto periodo de tiempo condictiendo posiblemente con el desarrollo del *rigor mortis*. En el caso de existir un elevado grado de desarticulación, que se mantengan torsiones en el esqueleto, y no existan evidencias de depredador, estaremos ante una carcasa que ha flotado de manera prolongada (**Figura 19**).

Tamaño biológico

El análisis de la relación entre las proporciones modulares, medido a través de tamaño de los diferentes huesos que forman la cabeza, extremidades anteriores y posteriores, y el estado de alteración bioestratinómica describe que:

14. Los ejemplares con un módulo proporcionalmente mayor (p. ej. anterior en las aves, y posterior en terópodos) presentan niveles más altos de desarticulación y ausencia, corroborando de esta manera los datos actualistas. De manera general se observa que cuando se incrementa el tamaño biológico se produce una mayor desarticulación (ver **Tabla 8** y **Figura 21**).

15. Cuando las diferencias de tamaño entre los módulos de un organismo no son significativas (p. ej. módulos locomotores de un dinosaurio saurópodo), el aumento de tamaño en el ejemplar se relaciona con una desarticulación y ausencia menor (los huesos son más grandes y pesados), y con posiciones laterales de enterramiento.

16. Las posiciones ventrales de enterramiento se ven alteradas por el incremento diferencial de tamaño en los módulos locomotores, haciendo que los valores de desarticulación y ausencia sean mayores (la carcasa está más expuesta). Por otro lado, las posiciones laterales refuerzan la idea de que un mayor tamaño de individuo se correlaciona con una menor desarticulación (posición protectora).

Tiempo de descomposición

17. Para estimar el PMI (intervalo postmortem) en ejemplares fósiles debemos asumir que: (a) la fase fosildiagenética no ha variado significativamente el estado de dispersión de la carcasa; (b) la mayoría de la pérdida de masa se ha producido en fase bioestratinómica; y (c) el porcentaje de desarticulación puede ser referente del porcentaje de masa perdida antes del enterramiento final de la carcasa, y por lo tanto puede ser utilizado en la estimación de la masa en el momento de enterramiento.

18. La estimación realizada para los ejemplares de la muestra fósil nos dice que el tiempo medio de enterramiento en los yacimientos tipo Konservat-Lagerstätten oscila entre pocas horas y alrededor de 25 días como máximo. De manera general los ejemplares de estos yacimientos son enterrados por término medio antes de que se produzca la esqueletonización completa de la carcasa (Davis, 1994).

19. El tiempo medio de enterramiento en la localidad de Solnhofen (Alemania) oscila entre 1 y 14 días aproximadamente. En el caso del yacimiento de Messel, los periodos de descomposición son constantes, alcanzándose claramente los 5 días de descomposición previa al enterramiento. Con valores superiores de PMI encontramos los yacimientos de chinos (Formación Chaomidianzi-Yixian) y los de la Península Ibérica (las Hoyas y El Montsec), las media rondan los 6 días, y casi los 15 de días de extensión respectivamente.

20. Los datos obtenidos no aportan información sobre la posible causa de muerte en los ejemplares de *Archaeopteryx* (Davis, 1996; Davis y Briggs, 1998), pero si nos ofrece una explicación plausible para la posición muerte. Es posible que la mayoría de estos ejemplares se enterraran durante las primeras horas de la etapa postmortem, concretamente antes de 48 horas, con lo que es posible que todavía estuviesen en fase de *rigor mortis* cuando fueron enterrados. Esto podría explicar parte de las torsiones encontradas en el esqueleto, teniendo siempre en mente el efecto amplificador debido a que la carcasa estuviese sumergida en agua.

Patrones de Conservación en el yacimiento de Las Hoyas

21. Los análisis de tejidos biomineralizados muestran que se conserva con igual detalle la estructura externa que la interna. En el caso de los ejemplares de Las Hoyas no existe alteración interna de hueso (Pfretzschner, 2004). Por el contrario, la estructura interna de tejidos blandos no se ha conservado.

22. Todos los fósiles analizados mediante pirólisis (cutícula de planta, exoesqueleto de cangrejo, y hueso de pez) presentan en el análisis de su composición molecular un componente alifático ($C_8 - C_{22}$) (Tabla 10).

23. El análisis de TAMH-pirólisis-GC/MS (pirólisis termoquímica) en escamas de peces fósiles, nos ha ayudado a localizar trazas de ácidos grasos similares a las encontradas en escamas de peces actuales (C_{16} y C_{18} son las más abundantes), y a demostrar que el polímero alifático encontrado los ejemplares fósiles es de origen endógeno (repolymerización *in situ* de cadenas alifáticas simples derivadas de la descomposición de cutina, lípidos complejos, etc.). Esta hipótesis se fundamenta en al bajo contenido orgánico de la matriz que contiene a los ejemplares fósiles

analizados (< 2%).

24. La conservación de tejidos no mineralizados se puede producir de manera diferencial en un mismo individuo (intraindividual), y en base a dos principios básicos:

(a) Permineralización de tejidos vegetales (cutícula de plantas, **Figura 27A**) (Briggs, 2003) La cutícula vegetal analizada mantiene una estructura similar a una pared vegetal alterada, con lo que cabe la posibilidad que los tejidos vegetales hayan sido conservados por un proceso de permineralización debida a la entrada de agua cargada de iones en los tejidos (durante la fosildiagénesis temprana o precipitación directa del mineral debido a la actividad de la planta).

(b) Replicación de estructuras (mineralización autogénica, Briggs y kear, 1993; Briggs, 2003) producida por la mineralización de parte del tapete microbiano que recubre al ejemplar (glóbulos oculares de pez, **Figura 32A**) (ver también Briggs *et al.*, 1997). Los biofilms bacterianos, normalmente asociados a la actividad de tapetes microbianos, son parte fundamental tanto de la descomposición como de la conservación de tejidos orgánicos de vertebrados. Por un lado, los tejidos biomineralizados (hueso, exoesqueleto), principalmente conservados como mineral de apatito, presentan impresiones negativas en superficie que se pueden asociar a la acción de un biofilm o tapete bacteriano (Wilby *et al.*, 1996a). Por otro lado, los tejidos no biomineralizados se puede producir de manera diferencial en un mismo individuo (intraindividual), y en base a dos principios básicos: (a) permineralización de tejidos vegetales por entrada de agua cargada de iones (ver discusión apartado 3.2, y **Figura 27A**), (b) replicación de estructuras producida por el sellado del tejido (mineralización autogénica, Briggs y kear, 1993; Briggs, 2003), posiblemente debido a la actividad del tapete microbiano que recubre al ejemplar (glóbulos oculares de pez, **Figura 32A**) (ver también Briggs *et al.*, 1997).

Histología de vertebrados fósiles del yacimiento de Las Hoyas

Histología de Enantiornithes

26. Dentro del hueso compacto de los ejemplares de Enantiornithes analizados existen evidencias de la transición entre una fase de crecimiento rápido en ejemplares recién eclosionados, y una fase de crecimiento lento característica de ejemplares adultos (lagunas osteocíticas diferentes en cortex interno y externo, y localización de osteonas secundarias). La fase inicial de crecimiento rápido es retenida durante algún tiempo post-eclosión, haciendo que se alcance en poco tiempo un porcentaje

significativo del tamaño final del adulto. El crecimiento adulto posterior puede considerarse mucho más lento (quizás de años si se asumen que las LAG representen periodos anuales).

27. El cortex no vascularizado representa al menos el 50 % del grosor de la cortical lo que puede estar indicando que:

(a) La velocidad de crecimiento se ralentiza al alcanzar la mitad del tamaño adulto (1/8 de la masa del cuerpo).

(b) El hueso compacto no vascularizado es mayor entre Enantiornithes.

28. A través de las descripciones histológicas se infiere que el régimen de crecimiento en las Enantiornithes habría tenido un desarrollo similar al presente en las aves actuales del mismo tamaño, y por lo tanto, su fisiología no tendría porque ser diferente de un régimen endo-homeotérmico.

Histología de otros vertebrados fósiles

29. En todos los ejemplares analizados histológicamente excepto en la tortuga, existen caracteres suficientes que identifican el estado adulto en los ejemplares (principalmente osteonas secundarias o hueso haversiano).

30. Todos los ejemplares parecen haber alcanzado un tamaño de cuerpo próximo al tamaño del individuo adulto (evidenciado por el final del crecimiento rápido), sin embargo, todos parecen representar tallas pequeñas con respecto a individuos de su mismo grupo filogenético.

31. En este estudio sólo hemos encontrado procesos de osificación haversiana (osteonas secundarias) en los ejemplares de reptiles arcosaurios (cocodrilo, dinosaurio, y ave). En el caso del cocodrilo, los resultados obtenidos se separan de la descripción que se suele dar como habitual para este grupo (tanto en ejemplares fósiles como actuales, [Enlow y Brown, 1957](#); [Buffrenil, 1980](#); [Buscalioni y Sanz, 1990](#)), y se evidencia hueso haversiano bien definido.

Capítulo

5

**Referencias Bibliográficas
y Apéndices**

Referencias bibliográficas

- [Abel](#), O. (1925). On a skeleton of *Pterodactylus antiquus* from the lithographic shales of Bavaria, with remains of skin and musculature. *Amer. Mus. Novit.* CXCII 1-12
- [Ablar](#), W. (1985). Skulls in fossil material: one mechanism contributing to their rarity. *Journal of Paleontology*, vol. 59 (1), pp: 249-250.
- [Allison](#), P. A. (1988b). Konservat-Lagerstätten: cause and classification. *Paleobiology*, 14 (4), 331-334.
- [Allison](#), P. A. (1988a). The role of anoxia in the decay and mineralization of pertinacious macrofossils. *Paleobiology*, 14, pp: 139-154.
- [Andrews](#), P. (1990). *Owls, Caves and Fossils*. Natural History Museum publications. Cromwell Road, London SW7 5BD.
- [Astibia](#), H.; Murelaga, X.; Pereda-Suberbiola, X.; Elorza, J. J. & Gómez-Alday, J. J. (1999). Taphonomy and paleoecology of the Upper Cretaceous continental vertebrae-bearing beds of the Laño quarry (Iberian Peninsula). *Est. Mus. Cienc. Nat. De Alava*, 14 (Núm. Espec. 1), pp:43-104.
- [Barrett](#), P. M. (2000). Evolutionary consequences of dating the Yixian Formation. *Trends Ecol. Evol.* 15, pp: 99–103.
- [Barron](#), E. J.; W. H. William & S. Thompson. (1989). The Hydrology cycle: A major variable during earth history. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (Global and Planetary Section), 75, pp: 157-174.
- [Barron](#), E. J.; P. J. Fawcett; D. Pollard, & S. Thompson. (1994). Model simulations of Cretaceous climates: the role of geography and carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 341, pp: 307–316.
- [Bass](#), B. & Jefferson, J. (2003). *La granja de cadáveres*. Original title: *Death's Acre*. Alba Editorial, Barcelona. 340 p.
- [Bickart](#), K. J. (1984). A field experiment in avian taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4 (4), pp: 525-535.
- [Behrensmeyer](#), A. K. (1978). Taphonomy and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), pp: 150-162.

- Behrensmeyer, A. K. & Hill, A. P. (1980). Fossils in the making: Vertebrate taphonomy and paleoecology. The University of Chicago Press. Chicago
- Behrensmeyer, A. K. (1982). Time resolution in fluvial vertebrate assemblages. *Paleobiology*, 8 (3), pp: 211-227.
- Behrensmeyer, A. K. & Kidwell, S. M. (1985). Taphonomy's contribution to paleobiology. *Paleobiology*, 11, pp: 105-119.
- Behrensmeyer, A. K. (2003). Taphonomy and ecology of modern avifaunas remains from Amboseli Park, Kenya. *Paleobiology*, 29 (1), pp: 52-70.
- Bickart, K. J. (1984). A field experiment in avian taphonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4 (4), pp: 525-535.
- Blanc-Louvel, C. & Barale, G. (1983). *Montsechia vidali* (Zeiller) Teixeira 1954. Nouvelles observations et réflexions sur son attribution systématique. *Ann. Paleont.*, 69 (3), pp: 1 -24.
- Bloom, W. & Fawcett, D. W. (1995). *Tratado de Histología*. Ed. McGraw-Hill Interamericana, Madrid. Capítulo 8, pp: 217-260
- Bochenski, Z. M.; Tomek, T.; Boev, Z. & Mitev, I. (1993). Patterns of bird bone fragmentation in pellets of the tawny owl (*Strix aluco*) and the eagle owl (*Bubo bubo*) and their taphonomic implications. *Acta Zool. Cracov.*, 36 (2), pp: 313-328.
- Bonaparte, J. F. and Vince, M. (1979) El hallazgo del primer nido de dinosaurios triasicos, (Saurischia, Prosauropoda), Triásico superior de Patagonia, Argentina [Discovery of the first nest of Triassic dinosaurs (Saurischia, Prosauropoda) from the Upper Triassic of Patagonia, Argentina.] *Ameghiniana Revista de la Asociación Paleontológica Argentina* Vol 16 No. 1-2, pp: 173-182.
- Bourel, B.; Tourne, G.; Hedouin, V.; Deveaux, M.; Goff, M. L. & Gosset, D. (2001) Morphine extraction in necrophagous insects remains for determining ante-mortem opiate intoxication. *Forensic Science International*, 120, pp: 127-131.
- Brain, C. K. (1980). Some criteria for the recognition of bone-collecting agencies in African caves. In (Behrensmeyer, A. K. & Hill, A. P., eds.) *Fossils in*

- the making: Vertebrate taphonomy and paleoecology. The University of Chicago Press, pp:107-130.
- Brand, L. R.; Hussey, M & Taylor, J. (2003). Decay and Disarticulation of small vertebrates in Controlled Experiments. *Journal of Taphonomy* 1 (2), pp: 69-95.
- Breitmeir, D.; Graefe-Kirci, U.; Albercht, K.; Weber, M.; Tröger, H. D. & Kleemann, W. J. (2005). Evaluation of the correlation between time corpses spent in in-ground graves and findings at exhumation. *Forensic Science International*, 154, pp: 218-223.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. (1993a). Fossilization of soft tissue in the laboratory. *Science* 259, pp:1439–42.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. (1993b). Decay and preservation of polychaetes: taphonomic thresholds in soft-bodied organisms. *Paleobiology* 19, pp: 107 – 135.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. (1994a). Decay of the lancelet *Branchiostoma lanceolatum* (Cephalochordata): implications for the interpretation of soft-tissue preservation in conodonts and other primitive chordates. *Lethaia* 26, pp: 275 – 287.
- Briggs, D. E. G. & Kear, A. J. (1994b). Decay and mineralization of shrimps. *Palaio* 9, pp: 431–456.
- Briggs, D. E. G. (1995). Experimental taphonomy. *Palaio* 10: 539 – 550.
- Briggs, D. E. G.; Wilby, P. R.; Pérez-Moreno, B. P.; Sanz, J. L.; & Fregenal-Martínez, M. (1997). The mineralization of dinosaur soft tissue in the Lower Cretaceous of Las Hoyas, Spain., *Journal of Geology*, London, vol. 154, pp: 587-588.
- Briggs, D. E. G. (1999). Molecular taphonomy of animal and plant cuticles: selective preservation and diagenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 354, pp: 7-16.
- Briggs, D. E. G., Evershed, R. P., and Lockheart, M. J. (2000). The biomolecular paleontology of continental fossils. In Erwin, D.H. and Wing, S.L. (eds.)

- Deep time: Paleobiology's perspective. Paleobiology* **26** (supplement to no. 4), pp:169-193.
- Briggs, D. E. G. & Crowther, P. R. (2001). *Palaeobiology II*. Blackwell Science Publications, Osney Mead, Oxford, London.
- Briggs, D. E. G. (2003). The role of decay and mineralization in the preservation of soft-bodied fossils. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 31, pp: 275-301.
- Brown, B. (1917). A complete skeleton of the horned dinosaur *Monoclonius*, and description of a second skeleton showing skin impressions. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 37, pp: 281-306
- Buscalioni, A. D. & Sanz, J. L. (1990). La familia Atoposauridae: una aproximación a la historia de los cocodrilos enanos. *Treb. Mus. Geol.* Barcelona, 1, pp: 77-89.
- Buscalioni, A. D. & Sanz, J. L. (1990). The small crocodile *Bernissartia fageggi* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin del'institut royal des sciences naturelles de Belgique. Sciences de la terre aardwetenschappen*, Bruxelles, vol 60, pp:129-150..
- Buscalioni, A. D., Sanz, J. L., Casanovas, M. L. (1992). A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 187 (1), pp: 1-29.
- Calder III, W. A.. 1984. *Size, Function, and Life History*. Harvard University Press, Cambridge. 431 p.
- Cambra-Moo, O. & A. D. Buscalioni. (2003). Biostratigraphic patterns in archosaur fossils: influence of morphological organization on dispersal. *Journal of Taphonomy* 1 (4), pp: 247-268.
- Cambra-Moo, O. (2004) El origen de las plumas: una aproximación multidisciplinar. *Actas del VI curso de paleontología en Cuenca*, pp: 137-157.
- Cambra-Moo, O. & A. D. Buscalioni. (2006) Histological observations of *Enantiornithe* bone (Saurischia, Aves) from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Spain). *Comptes Rendus PALEVOL*, 5, pp. 287-293.

- [Cambra-Moo](#), O. & A. D. Buscalioni. (submitted). Avian actinotaphonomy: decay examined in different environments and ontogenetic stages. Submitted to PALAIOS.
- [Cambra-Moo](#), O.; Briggs, D. E. G.; Gupta, N. Fregenal-Maríñez, M. & Love, G. (In prep). Chemical preservation of fossils from the Las Hoyas Formation, Spain.
- [Carroll](#), R. L. & Debraga, M. (199). Aigialosaurs: Mid-Cretaceous varanoid lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12 (2), pp: 66-86.
- [Castanet](#), J. (2001). Bone histodiversity among extant tetrapods and its implication for dinosaurs, *J. Vert. Paleont.* 21 Supplement to number (3), pp:39A.
- [Castanet](#), J (2003). The skeletal histology of the Amphibia. In Heatwole H. & Davies, M. (Edts). *Amphibian Biology*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia, vol 5, pp: 1598-1683.
- [Cingolani](#), M.; Osculati, A.; Tombolini, A.; Tagliabracci, A.; Ghimenton, C. and Ferrara. (1994). Morphology of sweat glands in determining time of death. *Int. J. Legal Med.* V. 107, pp: 132-140.
- [Coe](#), M. J. (1978). The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya. *Journal of Arid Environment* 1, pp: 71-86.
- [Company](#), J. R. (2004). Vertebrados continentales del Cretácico superior (Campaniense-Maastrichtiense) de Valencia. Tesis no publicada, 410 p.
- [Collins](#), M. J.; Nielsen-Marsh, C. N.; Hiller, J.; Smith, C. I.; Roberts, J. P.; Prigodich, R. V.; Wess, T. J.; Csapò, J.; Millard, A. R. & Turner-Walker, G. (2002). The survival of organic matter in bone: a review. *Archaeometry*, 44 (3), pp: 383-394.
- [Cuezva](#), S. y Élez, J. (2000). Estudio preliminar de la microestructura de los huesos fósiles de mamíferos de Somosaguas (Mioceno Medio, Madrid). *En Coloquios de Paleontología*, 51, pp: 137-157.
- [Chiappe](#), L. M. and Calvo, J. O., (1994). *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Arisauridae) from Patagonia, Argentina. *Jour. Vert. Pal.* 14(2), pp: 230-246.

- Chiappe, L.M. (1995). The first 85 million years of Avian evolution, *Nature* 378, pp: 349-355.
- Chiappe, L. M.; Ji, S., Ji, Q. & Norell, M. A. (1999). Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 242, pp: 1-89.
- Chiappe, L.M., Witmer, L.M. (Eds), (2002). *Mesozoic Birds. Above the heads of dinosaurs*, University of California Press, Ltd. Berkeley and Los Angeles, California, 576 p.
- Chinsamy, A., Chiappe, L.M., & Dodson, P. (1994). Growth rings in Mesozoic birds, *Nature* 368, pp: 196-197.
- Chinsamy, A. Chiappe, L.M., & Dodson, P. (1995). Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications, *Paleobiology* 21(4), pp: 561-574.
- Chinsamy, A., Martin, L.D., & Dodson, P. (1998). Bone microstructure of the diving *Hesperornis* and the volant *Ichthyornis* from the Niobrara chalk of western Kansas, *Cretaceous Resch.*, 19, pp: 225-235.
- Chinsamy, A., & Elzanowski, A. (2001). Evolution of growth pattern in birds, *Nature* 412, pp: 402-403.
- Chivelet, J. M. (1999). *Cambios climáticos. Una aproximación al sistema tierra*. Colección Mundo Vivo. Ediciones Libertarias/Prodhufi, S. A., Madrid. 324 p.
- Davis, P. G. (1994). The taphonomy of birds. Unpublished Ph.D. thesis. University of Bristol, Bristol, England.
- Davis, P. G. (1996). The taphonomy of *Archaeopteryx*. *Bulletin of the National Science Museum. Series C*, 22(3, 4), pp: 91-106.
- Davis, P. G. The Bioerosion of bird bones. *International journal of Osteoarcheology*, vol. 7, pp: 388-401.
- Davis, P. G & Briggs, D. E. G. (1998). The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil birds. *Palaos*, 13, pp: 3-13.

- Davis, P. G., & Briggs, D. E. G. (1999). Fossilization of feathers. *Geology*, 23 (9), pp: 783-786.
- de Beer, G.R. (1954). *Archaeopteryx lithographica*, a study based on the British Museum Specimen. London (BM(NH)). 68 p.
- de Buffrenil, V. (1980a). Données préliminaires sur la structure des marques de croissance squelettiques chez les crocoliens actuels et fossiles. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, Tome 105 (2), pp: 355-361.
- de Buffrenil, V. (1980b). Mise en évidence de l'incidence des conditions de milieu sur le creissance de *Crocodylus siamensis* (Schneider, 1801) et valeur des marques de croissance squelettiques pour l'évaluation de l'âge individuel. *Archives de Zoologie Expérimentale y Générale*, Tome 121 (1), pp: 63-76.
- de Leeuw, J. W., and Largeau, C. (1993). A review of macromolecular organic compounds that comprise living organisms and their role in kerogen, coal and petroleum formation. Pp: 23-72 in M. H. Engel, and S. A. Macko, eds. *Organic Geochemistry: Principles and Applications*. Plenum Press.
- de Ricqlès, A. (1976). On bone histology of fossil and living reptiles, with comments on its functional and evolutionary significance. In Bellairs & Cox, *Morphology and Biology of Reptiles*
- de Ricqlès, A. (2000). L'origine dinosaurienne des oiseaux et de l'endothermie avienne: les arguments histologiques, *L'Année biologique* 39 (2), pp: 69-100.
- de Ricqlès A., Mateus, O., Antunes, M., Telles, & Taquet, Ph. (2001). Histomorphogenesis of embryos of Upper Jurassic Theropods from Lourinha (Portugal), *C.R. Acad. Sci. Paris (Sc. de la Terre et des planètes)* 332, pp: 647- 656.
- de Ricqlès, A., Padian, K., & Horner, J.R. (2001). The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives, in: J.F. Gautier and L.F. Gall (Eds), *New perspective on the origin and evolution of Birds*, (J. Ostrom Festschr. Vol.) Yale Univ. Press, New Haven, Conn., pp: 411-426.

- de Ricqlès, A., Padian, K., Horner, J.R., Lamm, E.T., & Myhrvold, N. (2003). Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves), J. Vert. Paleont., 23(2), pp: 373-386.
- Dix, J. & M. Graham. (2000). Time of death, decomposition and identification: An atlas. CRC Press. Boca Raton, USA. 112 p.
- Dodson, P. & Wexlar, D. (1979). Taphonomic investigations of owl pellets. Paleobiology, 5(3), pp: 275-284.
- Edwards, R.; Chaney, B. & Bergman, M. (1987). Pest & Crop Newsletter, 2, pp: 5-6.
- Efremov, J. A. (1940). Taphonomy: a new branch of Paleontology. Pan-American Geologist. 74(2), pp: 81-93.
- Emslie, S. D. & Messenger, S. L. (1991). Pellet and bone accumulation at a colony of western gulls (*Larus occidentalis*). Journal of Vertebrate Paleontology. 11(1), pp: 133-136.
- Enlow, D. H. & Brown, S. O. (1956). A comparative histological Study of Fossil and Recent bone tissues. Part I. The texas Journal of Science, Vol, VII, No. 4, pp 405-443.
- Enlow, D. H. & Brown, S. O. (1957). A comparative histological Study of Fossil and Recent bone tissues. Part II. The texas Journal of Science, Vol, IX, No. 2, pp: 186-214.
- Enlow, D. H. & Brown, S. O. (1958). A comparative histological Study of Fossil and Recent bone tissues. Part III. The texas Journal of Science, Vol, X, No. 2, pp: 187-230.
- Evans, S. E. & Barbadillo, J. (1996). The Early Cretaceous lizards of Montsec (Catalonia, Spain). Treb. Mus. Geol. Barcelona, 5, pp: 5-13.
- Evans, S. E. & L. J. Barbadillo. (1998). An unusual lizard (Reptilia: Squamata) from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. Zool. J. Linnean Society, 124, pp: 235-265.
- Evans, S. E. & L. J. Barbadillo. (1999). A short-limbed lizard from the Lower Cretaceous of Spain. Pp: 73-85.

- Fernández-López, S. R. (1989a). La materia fósil. Una concepción dinamicista de los fósiles. En: Nuevas tendencias: Paleontología (Ed. E. AGUIRRE). Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, pp: 25-45.
- Fernandez-López, S. (1991a). Taphonomic concepts for a theoretical biochronology. revista española depaleontología, 6(1), pp: 37-49.
- Fernández-López, S. R. (2000). Temas de Tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense, Madrid.
- Fernández-López, S. R. & Fernández-Jalvo, Y. (2002). The limit between biostratinomy and fossildiagenesis. In De Renzi, M; Pardo Alonso, M. V.; Belinchón, M.; Peñalver, E.; Montoya, P. & Márquez-Aliaga, A., eds. Current Topics on Taphonomy and Fossilization, Ajuntament de Valencia, pp: 27-37.
- Fisher, D. C. (1981). Crocodilian scatology, microvertebrate concentrations, and enamel-less teeth. Paleobiology, 7(2), pp: 262-275.
- Forbes, S. L.; Dent, B. B. & Stuart, B. H. (2004). The effect of soil type on adipocere formation. Forensic Science International, 154, pp: 35-44.
- Foster, C. A.; Sampson, S. D.; Chiappe, L. M. & Krause, D. W. (1998). The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. Science, 279, pp: 1915-1918.
- Franzen, J. L. (2001). Grube Messel. in: Paleobiology A synthesis. Briggs, D. E. g and Crowther, P., eds. p: 289-294. Blackwell Scientific Pub.
- Fregenal-Martínez, M. A. & Meléndez, N. (1995). Las Hoyas. A lacustrine Konservat lagerstätte. II International Symposium on the Lithographic Limestones, Field Trip Guidebook, Cuenca, Spain.
- Gall, J. C. (2001). Role of microbial mats. in: Paleobiology A synthesis. Briggs, D. E. g and Crowther, P., (eds.) p: 280-285. Blackwell Scientific Pub.
- Garassino, A. (1997). The macruran decapod crustaceans of the Lower Cretaceous (Lower Barremian) of Las Hoyas (Cuenca, Spain). Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, 137, pp: 101-126.

- Gibbons, J. D. (1985). *Nonparametric statistical inference* (2nd ed.). New York: Marcel Dekker.
- Gilbert, S. F. (2000). *Developmental Biology*. 6th Edition, Sunderland, Massachusetts. USA.
- Gill-King, H. (1997). Chemical and Ultrastructural Aspects of Decomposition. In Haglund, W. D. & Sorg, M. H., eds. *Forensic Taphonomy: The postmortem Fate of Human Remains*. CRS Press. Boca Raton, USA, pp: 93-104.
- Goff, M. L. 2000. El testimonio de las moscas: Cómo los insectos ayudan a resolver crímenes. Original title: A fly for prosecution: How insect evidence helps solve crimes. Alba Editorial. Barcelona. 267 p.
- Grande, L. & Bemis, E. B. (1998). A comprehensive Phylogenetic study af Amiid Fishes (Amiidae) Based On Comparative Skeletal Anatomy. An Empirical Search for Interconnected Patterns of Natural History. Society of Vertebrate Paleontology. Supplement to Journal of Vertebrate Paleontology, Volume 18 (1), 690 p.
- Gupta, N. S. & Pancost, R. D. (2004). Biomolecular and Phisical Taphonomy of Angiosperm Leaf During Early Decay: Implications for Fossilization. *Palios*, v. 19, p: 428-440.
- Gupta, N. S., Briggs, D. E. G., Collinson, M. E., Evershed, R. P., Michels, R., Jack, K. S. and Pancost, R. D. (In press a). Evidence for the in situ polymerisation of labile aliphatic organic compounds during the preservation of fossil leaves: Implications for organic matter preservation. *Organic Geochemistry*.
- Gupta, N. S., Briggs, D. E. G., Collinson, M. E., Evershed, R. P., Michels R., and Pancost. R. D. (In press b). Molecular preservation of plant and insect cuticles from the Oligocene Enspel Formation, Germany: Evidence against derivation of aliphatic polymer from sediment. *Organic Geochemistry*.

- Gupta, N. S., Briggs, D. E. G., Collinson, M. E., Evershed, R. P., Michels, R., and Pancost, R. D. (In review a). Experimental evidence for land plant lipids as a source of aliphatic-rich kerogen. *Organic Geochemistry*.
- Gupta, N. S., Michels, R., Briggs, D. E. G., Evershed, R. P., and Pancost, R. D. (In review b). Organic preservation of fossil arthropods: an experimental study. *Proceedings of the Royal Society of London B*.
- Gupta, N. S., Briggs, D. E. G., Collinson, M. E., Evershed, R. P., and Pancost, R. D. (In review c). Re-investigation of the occurrence of cutan in plants: implications for the leaf fossil record. *Paleobiology*
- Haglund, W. D. & Sorg, M. H. (1997). Forensic Taphonomy: The postmortem Fate of Human Remains. CRS Press. Boca Raton, USA. 636 p.
- Ham, A. W. Cormack, D. H. Eds. (1984). Tratado de osteología Octava Edición, Ediciones Interamericana, México, (Ed. castellana revisada por L. Cárdenas Ramirez).
- Harper, D. A. T. (2003). Past version 1.04. Obtained from <http://fok.uio.no/ohammer/past>. Freely distributed program.
- Haskell, N. H.; Hall, R. D.; Cervenka, V. J. & Clark, M. A. (1997). On the Body: Insects' Life Stage Presence and Their Postmortem Artifacts. In Haglund, W. D. & Sorg, M. H., eds. Forensic Taphonomy: The postmortem Fate of Human Remains. CRS Press. Boca Raton, USA, pp: 415-441.
- Haywood, A. M.; P. J. Valdes & P. J. Markwick. 2004. Cretaceous (Wealden) climates: a modelling perspective. *Cretaceous research*, 25: 303-311.
- Heinroth, O. (1923). Die Flügel von Archaeopteryx. *J. Ornithologie*, 71, pp: 277-283.
- Hesse, A. (1988). Die Messelornithidae - eine Neue Familie der Kranichartigen (Aves: Gruiformes: Rhynchoeti) aus dem Tertiär Europas und Nordamerikas. *Journal of Ornithology*, 129, pp: 83-95.
- Hill, A. (1979). Disarticulation and scattering of mammal skeletons. *Paleobiology*, 5(3), pp: 261-274.

- [Horner](#), J.R., Padian, K., & de Ricqlès, A. (2001). Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs *Paleobiology* 27(1), pp: 39-58.
- [Hou](#), L. & Chen, P. (1999). *Liaoxiornis delicatus* gen. et sp. Nov., the smallest Mesozoic bird. *Chinese Science Bulletin*, 44 (9), pp: 834-838.
- [Hou](#), L.; Martin, L. D.; Zhou, Z.; Feduccia, A. & Zhang, F. (1999). A diapsid skull in a new species of the primitive bird *Confuciusornis*. *Nature*, 399, pp: 679-682.
- [Hunnius](#), P. V.; Mallach, H. J. and Mittmeyer, H. D. (1973). Quantitative pressure measurements of livores mortis to the determination of the time of death. *Z. rechtsmed*, v. 73, pp. 235-244.
- [Ji](#), Q.; Mark, A. N.; Gao, K-Q.; Ji, S-A. & Ren D. (1997). The distribution of intergumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature*, 410, pp: 1084-1088.
- [Klerk](#), W. J.; Forster, C. A.; Sampson, S. D.; Chinsamy, A. & Ross, C. F. (2000). A new coelurosaurian dinosaur from the early Cretaceous of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20 (2), pp: 324 - 332.
- [Kowalewski](#), M. & Labarbera, M. 2004. Actualistic Taphonomy: Death, Decay, and Disintegration in Contemporary Settings. *Palaios*, 19, pp: 423-427.
- [Lacasa](#), A. (1986). Nota preliminar sobre el hallazgo de restos fósiles de un ave fósil en el yacimiento neocomiense del Montsec, provincia de Lérida, España. *Institut D' Estudis Ilerdencs*, pp: 203-206.
- [Lambert](#), D. (ed.) (1993) *The Ultimate Dinosaur Book*, Dorling Kindersley Book, London.
- [López-Martínez](#), N. & Truyols Santoja, J. (1994). Paleontología: conceptos y métodos. *Ciencias de la vida*. Editorial Síntesi, 334 p.
- [Lü](#), J. (2002). A new oviraptorosaurid (Theropoda: Oviraptorosauria) from the late Cretaceous of Southern China. *Journal of vertebrate Paleontology*, 22 (4), pp: 871-875.
- [Lyman](#), R. L. (1994). *Vertebrate taphonomy*. Cambridge Manuals on Archaeology. Cambridge University Press, Cambridge.

- [Mann](#), R. W.; Bass, W. M. & Meadows, L. (1990). Time Since Death and Decomposition of the Human Body: Variables and Observations in Case and Experimental Field Studies. *Journal of Forensic Science*, Vol. 35 (1), pp: 103-111.
- [Martill](#), D. M. (1987). Prokaryote mats replacing soft tissues in Mesozoic marine reptiles. *Modern Geology*, 11, pp: 256-269.
- [Martínez-Delclós](#), X. (1991). Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiques. Institut D' Estudis Ilerdencs. Lleida.
- [Martínez-Delclós](#), X.; Briggs, D. E. G.; & Peñalver, E. (2004). Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 203, pp: 19-64.
- [Marugán-Lobón](#), J.; Cambra-Moo, O.; Martínez-Delclós, X.; Sanz, J. L., & Buscalioni, A. D. (2002). Juvenile Enantiornithine skeleton from Montsec (Catalonia, Spain) lower cretaceous revisited: taphonomy and morphometrics to assess ontogenetic stage. 62nd Annual Meeting of the Society Vertebrate Paleontology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3)- Abstracts (84A).
- [Mayr](#), G. (1999). Caprimulgid birds from the middle Eocene of Messel (Hessen, Germany). *Journal of vertebrate Paleontology*, 19 (3), pp: 521-532.
- [Mayr](#), G. (2000). Rollers (Aves: Coraciiformes s. s.) from the Eocene of Messel (Germany) and the upper Eocene of the Quercy (France). *Journal of vertebrate Paleontology*, 20 (3), pp: 533-546.
- [Mayr](#), G. (2002). A postcranial skeleton of *Paleopsittacus* Harrison, 1982 (Aves incertae sedis) from the middle Eocene of Messel (Germany). *Oryctos*, 4, pp: 75-82.
- [McIntosh](#), J. S. (1981). Annotated catalogue of the dinosaurs (Reptilia: Archosauria) in the collections of Carnegie Museum of Natural History. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 18, pp:1-67.

- McKinney, D. E., Bortiatynski, J. M., Carson, D. M., Clifford, D. J., de Leeuw, J. W., and Hatcher, P. G. (1996). Tetramethylammonium hydroxide thermochemolysis of the aliphatic biopolymer cutan: insights into the chemical structure. *Organic Geochemistry*, 24, pp: 641-650.
- Mellet, J. S. (1974). Scatological origin of microvertebrate fossil accumulations. *Science*, 185, pp: 349-350.
- Merino, L. (2000). Mineralogía y Geoquímica del esqueleto de mamíferos del Neógeno español. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Museo Nacional de Ciencias Naturales, departamento de Paleobiología, Madrid. 245 p.
- Meyer, H., von. (1860). Zur fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischer schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. H. Keller. 66 p.
- Micozzi, M. S. (1997). Frozen Environments and Soft Tissue Preservation. In Haglund, W. D. & Sorg, M. H., eds. *Forensic Taphonomy: The postmortem Fate of Human Remains*. CRS Press. Boca Raton, USA.
- Müller, A. H. (1963). *Lehrbuch der Paläozoologie*. 1. Allgemeine Grundlagen. C. Die Fossilisationslehre. Fischer, Jena, pp: 17-134.
- Müller, J. (2001). Osteology and relationships of *Eolacerta robusta*, a lizard from the middle Eocene of Germany (Reptilia, Squamata). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (2), pp: 261-278.
- Norell, M. & Clarke, J. A. (2001). Fossil that fills a critical gap in avian evolution. *Nature*, 409, pp: 181-184.
- Olivier, J. S. & Graham, R. W. (1994). A catastrophic kill of ice-trapped coots: time-averaged versus scavenger-specific disarticulation patterns. *Paleobiology*. 20, pp: 229-244.
- Olmos, M. 1988. Investigaciones sobre la alometría funcional en las extremidades de las aves. PhD thesis, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona. Barcelona. 258 p.
- Ortega, F.; Gasparini, Z.; Buscalioni, A. D. and Calvo J. O. (2000). A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower

- Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1), pp:57-76
- Owen, R. (1864). On the *Archaeopteryx* of von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species, from the Lithographic Stone of Solenhofen. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 153, pp: 33-47.
- Padian, K. (1983) Osteology and Functional Morphology of *Dimorphodon macronyx* (Buckland) (Pterosauria: Rhamphorhynchoidea) Based on New Material in the Yale Peabody Museum. *Postilla.*, 189, pp: 1-44.
- Padian, K., de Ricqlès, A., & Horner, J.R. (2001). Dinosaurian growth strategies and the origin of birds, *Nature* 412, pp: 405-408.
- Payne, J. A. (1965). A Summer Carrion Study of the Baby Pig *Sus scrofa linnaeus*. *Ecology*, Vol. 46(5), pp: 592-602.
- Peñalver, E.; Martínez-Delclòs, X. & De Renzi, M. (2002). Evidence of continental microbial mats base don insects-examples from two Spanish Konservat Fossil-Lagerstätten. In De Renzi, M; Pardo Alonso, M. V.; Belinchón, M.; Peñalver, E.; Montoya, P. & Márquez-Aliaga, A., eds. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, Ajuntament de Valencia, pp: 281-287.
- Pérez-Moreno, B.P., Sanz, J.L., Buscalioni, A.D., Moratlla, J.J., Ortega, F. and Rasskin-Gutman D. (1994). A unique multitoothed ornithomimosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 370, pp: 363-367
- Peters, D. S. (1983c). *Juncinatus merkeli* n. sp. Stützt die Abeitung der Flamingos von Regenpfeifervögeln (Aves: Charadiiformes: Phoenicopteridae). *Cour. Forsch. –Inst. Senckenberg*, 97, pp: 141-155. Frankfurt a. M.
- Pontón, F., Elzanowski, A., Castanet, J., Chinsamy, A., de Margerie, E., de Ricqlès, A., & Cubo, J. (2004). Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds, *Acta Ornithol.* 39(2), pp: 137-140.
- Poyato-Ariza, F. J.; M. R.Talbot; M. A.Fregenal-Martínez; N. Meléndez & S. Wenz. 1998. First isotopic multidisciplinary evidence for nomarine

- coelacants and pycnodontiform fishes: palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 144, pp: 65-84.
- Prieto, J. L.; Magaña, C. & Ubelaker, D. H. (2004). Interpretation of Postmortem Change in Cadavers in Spain. *Journal of Forensic Science*, 49, pp: 16.
- Quiang, J.; Currie, P.; Norell, M. A. & Shu-An, J. (1998). Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature*, 393, pp: 753-761.
- Quiang, J.; Norell, M. A.; Gao, K-Q; Ji, S-A. & Ren, D. (2001). The distribution of intergumentary structures in a feathered dinosaur. *Nature*, 410, pp: 1084-1088.
- Prange, H. D.; J. F. Anderson & H. Rahn. 1979. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals. *Amer. Nat.*, 113, pp:103-122.
- Reed, H. B. (1958). A study of Dog Carcass communities in Tennessee, with special reference to the insects. *American Midland Naturalist* , 59(1), pp: 213-245.
- Richter, R. (1928). *Aktuopaläontologie und palöbiologie, eine abgrenzung*. Senckenbergiana. 19.
- Sanz, J.L., and Bonaparte, J.F., and Lacasa, A. (1988). Unusual Lower Cretaceous birds from Spain. *Nature* 331, pp: 433-435
- Sanz, J. L.; Wenz, S.; Yebeles, A.; Estes, R.; Martínez-Delclòs, X.; Jiménez-Fuentes, E.; Dieguez, C.; Buscalioni, A. D.; Barbadillo, L. J. & Vial, L. (1988). An early Cretaceous faunal and floral continental assemblage: Las Hoyas fósil site (Cuenca, Spain). *Geobios*, 21(5), pp: 611 – 635.
- Sanz, J.L. & Buscalioni, A.D. (1991). An isolated bird foot from the Barremian (Lower Cretaceous) of Las Hoyas (Cuenca, Spain), *Geobios*, Memoire special n° 16, pp: 213-216.
- Sanz, J.L., and Buscalioni, A.D. (1992). A new bird from the Early Cretaceous pf Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds. *Palaeontology* 35(4), pp: 829-845.
- Sanz, J.L., and Bonaparte, J.F. (1992). A new order of birds (class Aves) from the Early Cretaceous of Spain. In *Papers in Avian Paleontology. Honoring*

- Pierce Brodkorb (K.E. Campbell, Ed.), Science Ser., Vol 36, pp. 39-49. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- [Sanz](#), J.L., Chiappe, L.M. and Buscalioni, A.D. (1995). The osteology of *Concornis lacustris* (Aves: Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. *Am. Museum Novitates* 3133.
- [Sanz](#), J. L.; Chiappe, L. M.; Pérez-Moreno, B. P.; Buscalioni, A. D.; Moratalla, J. J; Ortega, F. & Poyato-Ariza, F. J. (1996). An early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature*, 382, pp: 442-445.
- [Sanz](#), J. L.; Chiappe, L. M.; Pérez-Moreno, Bernardino. P.; Moratalla, José. J.; Hernández-Carrasquilla, F.; Delgado Buscalioni, A.; Ortega, F.; Poyato-Ariza, F. J.; Rasskin-Gutman, D. & Martínez-Delclós, X. (1997). A nestling Bird from the Lower Cretaceous of Spain: Implications for Avian Skull and Neck Evolution. *Science*. Volume 276, pp: 1543-1546
- [Sanz](#), J. L. (1999). Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas. Colección Mundo Vivo. Ediciones Libertarias/Prodhufrí, S. A.
- [Sanz](#), J. L. & Buscalioni, A. D. (1999). An isolated bird foot from the Barremian (Lower Cretaceous) of Las Hoyas (Cuenca, Spain). *Mem. Spec.*, 16, pp: 213-217.
- [Sanz](#), J. L.; L. M. Chiappe; Y. Fernández-Jalvo; F. Ortega; B. Sánchez-Chillón; F. J. Poyato-Ariza & B. Pérez-Moreno. (2001). An early Cretaceous pellet. *Nature*, 409, pp: 998-999.
- [Sanz](#), J. L.; Fregebal-Martinez, M. A.; Melendez, N. and Ortega, F. (2001b). Las Hoyas; pp: 356-359 in Briggs, D. E. G. & Crowther, P. R. (eds). *Palaeobiology II*. Blackwell Science Publications, Osney Mead, Oxford.
- [Sanz](#), J.L., Perez-Moreno, B., Chiappe, L.M., & Buscalioni, A.D. (2002). The birds from the Lower Cretaceous of Las Hoyas (Province of Cuenca, Spain), in: L. M. Chiappe, L. M. Witmer, (Eds), *Mesozoic Birds. Above the heads of dinosaurs*, University of California Press, Ltd. Berkeley and Los Angeles, California, , pp: 209-229.

- Scotese, C. R.. PALEOMAP Project. (2000). <http://www.scotese.com/credits.htm>
- Schaal, S. & Ziegler, W. (Eds.). (1988). Messel – Ein Schauenster in die Geschichte der Erde und des Lebens. Verlag Waldemar Kramer. 315 p.
- Schäfer, W. (1972). Ecology and Palaeoecology of marine environments: Chicago University Press, Chicago.
- Schuck, M.; Beier, G.; Liebhardt, E. & Spann, W. (1979). On the estimation of lay-time measurements of rigor mortis. Forensic Science International, 14, pp: 171-176.
- Schweitzer, M.H., Jackson, F.D., Chiappe, L.M., Schmidt, J.G., Calvo, J.O., & Rubilar, D.E. (2002). Late Cretaceous avian eggs with embryos from Argentina, J. Vert. Paleont. 22(1), pp: 191-195.
- Schweitzer, M. H.; Wittmeyer, J. L.; Horner, J. R. & Toporski, J. K. (2005). Soft-Tissue Vessels and Cellular Preservation in Tyrannosaurus rex. Science, 307 85717), pp: 1952-1955.
- Seilacher, A. (1970). Begriff and bedeutung der Fossil-Lagerstätten. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, pp: 34-39.
- Seilacher, A. (2002). Non olet: The strange taphonomy of coprolites and cololites. In De Renzi, M; Pardo Alonso, M. V.; Belinchón, M.; Peñalver, E.; Montoya, P. & Márquez-Aliaga, A., eds. Current Topics on Taphonomy and Fossilization, Ajuntament de Valencia, pp: 233-240.
- Seilacher, A., reif, W. –E., & Westphal, F. (1985). Sedimentological, ecological and temporal patterns of Fossil-Lagerstätten. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 311B, pp: 5-23.
- Sereno, P. C. and Rao C.G. (1992). Early evolution of avian flight and perching: New evidence from the Lower Cretaceous of China. Science 255, pp: 845-848.
- Sereno, P.C. (1994) Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina: Marasuchus lilloensis, gen. nov. J. Vertebr. Paleontol., 14, pp: 53-73

- Sereno, P.C. and Arcucci, A.B. (1994) Dinosaur precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Lagerpeton chanarensis*. *J. Vertebr. Paleontol.* 13, pp: 385-399.
- Sereno, P.C. and Arcucci, A.B. (1994) Dinosaur precursors from the Middle Triassic of Argentina: *Marasuchus lilloensis* gen. nov. *J. Vertebr. Paleontol.* 14, pp: 53-73.
- Shaw, C. A. (2001). How the fossils were preserved. In *Rancho La Brea, Death Trap and Treasure Trove*, ed. Harris, J. M., Terra, pp: 38:51.
- Stankiewicz, B. A.; Briggs, D. E. G.; Evershed, R. P.; & Duncan, I. J. (1997). Chemical preservation of insects from the Pleistocene asphalt deposits of California, USA. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 61, pp :2247-2252
- Stankiewicz, B.A., Hutchins, J. C., Thomson, R., Briggs, D. E.G., and Evershed, R. P. (1997). Assessment of bog-body tissue preservation by pyrolysis-gas chromatography/mass spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 11, pp: 1884-1890.
- Stankiewicz, B. A., Poinar, H. N., Briggs, D. E. G., Evershed, R. P., and Poinar, G. O. Jr. (1998a). Chemical preservation of plants and insects in natural resins. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265, pp: 641-647.
- Stankiewicz, B. A., Scott, A. C., Collinson, M. E., Finch, P., Möhle, B., Briggs, D. E. G., and Evershed, R. P. (1998b). Molecular taphonomy of arthropod and plant cuticles from the Carboniferous of North America: implications for the origin of kerogen. *Journal of the Geological Society* 155, pp: 453-462.
- Stankiewicz, B. A., Briggs, D. E. G., Michels, R., Collinson, M. E., and Evershed, R. P. (2000). Alternative origin of aliphatic polymer in kerogen. *Geology* 28, pp: 559-562.
- Swift, M.J. J.; O. W. Heal & J. M. Anderson. 1979. *Decomposition in Terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 372 p.
- Tegelaar, E. W.; Leeuw, J. W.; Derenne, S.; & Largeau, C. (1989). A reappraisal of kerogen formation. *Geochim. Cosmochim. Acta* 58, pp: 5115-5129.

- Tissot, B. & Welte, D. H., Eds. (1984). Petroleum formation and occurrence. Springer, Berlin.
- Ubelaker, D. H. (1997). Taphonomic Applications in Forensic Anthropology. In Haglund, W. D. & Sorg, M. H., eds. Forensic Taphonomy: The postmortem Fate of Human Remains. CRS Press. Boca Raton, USA, pp: 77-87.
- Versteegh, G. M. J., Blokker, P., Wood, G. D., Collinson, M. E., Damsté, J. S. S., and de Leeuw, J. W. (2004). An example of oxidative polymerization of unsaturated fatty acids as a preservation pathway for dinoflagellate organic matter. *Organic Geochemistry* 35, pp: 1129-1139.
- Vidal, L. M. (1915). Nota geológica y paleontológica sobre el Jurásico superior de la provincia de Lérida. *Bol. Inst. Geol. Min.* España, pp: 17-55.
- Viohl, G. 1990. Solnhofen lithographic Limestones in: Paleobiology A synthesis. Briggs, D. E. g and Crowther, P.(eds.). pp: 285-289. Blackwell Scientific Pub.
- Wagner, A. (1860) Bemerkungen über die Arten von Fischen und Sauriern, welche im unteren wie im oberen Lias zugleich vorkommen sollen. Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, math. - physikalische Classe, pp: 36-52, Munich
- Wehner, F.; Wehner, H-D.; Schieffer, M. C. & subke, J. (2000). Delimitation of the time of death by immunohistochemical detection of thyroglobulin. *Forensic Science International*, 110, pp: 199-206.
- Weigelt, J. (1927/1989). Recent vertebrate carcasses and their paleobiological implications. The University of Chicago Press, Chicago.
- Weishampel, D. B., Dodson, P., and Osmolska, H. (Eds.) (1990) The Dinosauria. Univ. of California Press, Berkeley.
- Wellnhofer, P. (1974). Das fünfte Skelettexemplar von *Archaeopteryx*. *Palaeontographica* (A), 147, p: 169-216.
- Wellnhofer, P. (1975). Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. Teil I: Allgemeine Skelettmorphologie. *Palaeontographica Abt. A* Vol. 148 S. 1-33, 12 Taf., 17 Abb.

- Wellnhofer, P. (1975): Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands. III: Palökologie und Stammesgeschichte. *Palaeontographica A* 149, pp: 1-30
- Wellnhofer, P. (1975) Die Rhamphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands, Teil III: Palökologie und Stammesgeschichte. *Palaeontographica Abt. A Vol. 149* . S. 1-30, 13 Taf., 7 Abb. [Rhamphorhynchoidea; Pterosauria; Jurassic; Plattenkalk; Germany]
- Wellnhofer, P. (1987): Die Flughaut von *Pterodactylus* (Reptilia, Pterosauria) am Beispiel des Wiener Exemplars von *Pterodactylus kochi* (Wagner). *Ann.Naturhist.Mus.Wien* 88(A), pp: 149-162
- Wellnhofer, P. (1988a). Ein neues Exemplar von *Archaeopteryx*. *Archaeopteryx*. 6, pp: 1-30.
- Wellnhofer, P. (1993). Das siebte Exemplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archaeopteryx*, 11, 48 p.
- Wenz, S. (1991). Amfibis (Anura) de les calcàries litogràfiques del Montsec. In Martínez-Delcós, X. (eds.). p: 133-138. Les calcàries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiques. Institut d'estudis Ilerdencs.
- Wilby, P. R.; Briggs, D. E. G.; Bernier, P.; & Gaillard, C. (1996a). Role of microbial mats in the fossilization of soft tissues. *Geology* 24, pp: 787-790.
- Wilby & Briggs, (1997). Taxonomic trends in the resolution of detail preserved in fossil phosphatized soft-tissues. *Geobios Mém. Spéc.*, 20, pp: 493-502.
- Wild, R. (1984) A new pterosaur (Reptiila, Pterosauria) from the Upper Triassic (Norian) of Friuli, Italy. *Gortania Atti Museo Friuliano di Storia Naturale*, 5, pp: 45-62, Udine
- Wilson, J.W. (1994). Histological techniques, in: Leiggi, P., May P., (Eds), *Vertebrate Paleontological Techniques Vol. 1*, Cambridge Univ. Press, NY, pp: 205-234.

- Wings, O. 2003. Observations on the Release of Gastroliths from Ostrich Chick Carcasses in Terrestrial and Aquatic Environments. *Journal of Taphonomy* 1(2), pp: 97-103.
- Wu, X.-C., Brinkman, D.B. & Lu, J.-C. (1994). A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. chuhsienensis* Young, 1961 and the phylogenetic position of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 14(2), pp: 210-229.
- Wuttke, M. (1983). "Weichteil-Erhaltung" durch lithifizierte Mikroorganismen bei mittel-eozänen Vertebraten aus den Ölschiefern der "Grube messel" bei Darmstadt. *Senckenbergiana lethaea*, 64 (5/6), pp: 509-527.
- Xu, X.; Tang, Z. & Wang, X. (1999). A therizinosauroid dinosaur with intergumentary structures from China. *Nature*, 399, pp: 350-354.
- Xu, X.; Zou, Z. & Wang, X. (2000). The smallest known non-avian theropod dinosaur. *Nature*, 408, pp: 705-708.
- Xu, X.; Zhou, Z.; Wang, X.; Kuang, X.; Zhang, F. & Du, X. (2003). Four-winged dinosaur from China. *Nature*, 421, pp: 335-339.
- Zhang, X., Brown, J. C., van Heemst, J. D. H., Palumbo, A. and Hatcher, P. G. (2001). Characterization of amino acids and proteinaceous materials using online tetramethylammonium hydroxide (TMAH) thermochemolysis and gas chromatography-mass spectrometry technique. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis* 61, pp: 181-193.
- Zhang, F. & Zhou, Z. (2002). A primitive Enantiornithine Bird and the Origin of Feathers. *Science*, 290, pp: 1955-1959
- Zhou, Z.H.; Jin, F. and Zhang J. Y. (1992). Preliminary research on early avian fossils from the Mesozoic of Liaoning Province. *Sci. Bull*, 37(5), pp: 435-437.
- Zhou, Z. (2002). A new and primitive Enantiornithine birds from the early cretaceous of china. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1), pp: 49-57.
- Zou, Z. & Zhang, F. (2002). A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 418, pp: 405-409.

[Zhou](#), Z.; Barrett, P. M. & Hilton, J. (2003). An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 421, pp: 807-814.

Apéndices

Apéndice



Datos cuantitativos obtenidos durante el experimento actualista referidos a las condiciones generales de los ambientes de descomposición, y a las variaciones físicas y químicas de las carcasas utilizadas. Símbolos; "S" exposición subaérea, "(*)" ejemplar enterrado, "H₂O" expuesto en agua, "D" posición dorso-ventral de enterramiento, "L" posición lateral de enterramiento (Li, lateral izquierdo; Ld, lateral derecho), "N" ejemplar sin piel.

| GRUPO DE EDAD | NÚMERO DE EJEMPLAR | POSICIÓN DE ENTERRAMIENTO y MEDIO | TIEMPO (Días) | MASA (g) | T. ESÓFAGO (°C) | T. INTESTINO (°C) | T. MUSCULAR (°C) | TEMPERATURA EXTERIOR (°C) | T. EXT. MÁXIMA (°C) | T. EXT. MÍNIMA (°C) | TEMPERATURA INTERIOR (°C) | T. INT. MÁXIMA (°C) | T. INT. MÍNIMA (°C) | HUMEDAD RELATIVA (Interior) (%) | H. R. MÁXIMA (%) | H. R. MÍNIMA (%) | T. SUELO (°C) | T. SUELO (Bajo carcasa) (°C) | pH (Suelo) | EC (Suelo) | MASA INICIAL (g) |
|---------------|--------------------|-----------------------------------|---------------|----------|-----------------|-------------------|------------------|---------------------------|---------------------|---------------------|---------------------------|---------------------|---------------------|---------------------------------|------------------|------------------|---------------|------------------------------|------------|------------|------------------|
| Embrión | 1 | S - (D) | 0 | 43,5 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 43,5 |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 0 | 39,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 39,0 |
| Embrión | 3 | (*)- (L) | 0 | 48,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 48,0 |
| Embrión | 4 | H2O | 0 | 41,5 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 41,5 |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 0 | 28,3 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 28,3 |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 0 | 20,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 20,0 |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 0 | 27,7 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 27,7 |
| Embrión | 8 | H2O - N | 0 | 33,2 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 33,2 |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 0 | 55,3 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 55,3 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 0 | 45,7 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 45,7 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 0 | 52,5 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 52,5 |
| J - 7 | 12 | H2O | 0 | 54,6 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 54,6 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 0 | 44,9 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 44,9 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 0 | 49,2 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 49,2 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 0 | 54,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 54,0 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 0 | 47,8 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 47,8 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 0 | 76,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 76,0 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 0 | 71,4 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 71,4 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 0 | 63,3 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 63,3 |
| J - 14 | 20 | H2O | 0 | 74,6 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 74,6 |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 0 | 58,8 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 58,8 |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 0 | 63,7 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 63,7 |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 0 | 60,9 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 60,9 |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 0 | 58,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 58,0 |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 0 | 400,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 400,0 |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 0 | 350,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 350,0 |
| J - 30 | 27 | (*) - (L) | 0 | 400,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 400,0 |
| J - 30 | 28 | H2O | 0 | 325,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 325,0 |
| J - 30 | 29 | S - (V) - N | 0 | 275,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 275,0 |
| J - 30 | 30 | S - (Ld) - N | 0 | 275,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 275,0 |
| J - 30 | 31 | (*) - (D) - N | 0 | 300,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 23,6 | 8,5 | 0,1 | 300,0 |
| J - 30 | 32 | H2O - N | 0 | 320,0 | | | | 17,1 | 34,8 | 10,2 | 18,6 | 32,5 | | 44,0 | 56,0 | 24,0 | | 20,9 | 7,4 | 0,1 | 320,0 |
| Adulto | 33 | S - (D) | 0 | 1.000,0 | | | | 14,2 | 41,7 | 9,4 | 13,7 | 38,0 | 9,0 | 57,0 | 62,0 | 24,0 | | 17,7 | 8,5 | 0,1 | 1.000,0 |
| Adulto | 34 | (*) - (L) | 0 | 1.500,0 | | | | 14,2 | 41,7 | 9,4 | 13,7 | 38,0 | 9,0 | 57,0 | 62,0 | 24,0 | | 18,0 | 8,5 | 0,1 | 1.500,0 |
| Adulto | 35 | H2O | 0 | 1.750,0 | | | | 14,2 | 41,7 | 9,4 | 13,7 | 38,0 | 9,0 | 57,0 | 62,0 | 24,0 | | 15,7 | 7,4 | 0,1 | 1.750,0 |
| Embrión | 1 | S - (D) | 1 | 39,7 | 19,2 | 19,0 | 18,0 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,8 | 18,8 | 7,8 | 0,5 | |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 1 | 36,9 | 19,9 | 19,6 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,7 | 18,6 | 8,0 | 0,2 | |
| Embrión | 3 | (*)- (L) | 1 | 47,5 | 17,9 | 17,4 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,8 | 18,7 | 8,3 | 0,1 | |
| Embrión | 4 | H2O | 1 | 21,8 | 17,1 | 14,5 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 14,6 | 7,4 | 0,1 | |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 1 | 17,3 | 18,5 | 18,0 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,7 | 18,8 | 8,0 | 0,3 | |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 1 | 12,6 | 16,9 | 17,4 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,7 | 18,4 | 8,2 | 0,6 | |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 1 | 29,4 | 16,9 | 17,6 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 17,5 | 18,6 | 8,2 | 0,5 | |
| Embrión | 8 | H2O - N | 1 | 43,5 | 15,7 | 14,9 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 14,0 | 7,5 | 0,2 | |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|----|---------------|---|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| J - 7 | 9 | S - (D) | 1 | 55,0 | 20,8 | 19,4 | 20,9 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 18,7 | 18,9 | 8,1 | 0,1 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 1 | 45,5 | 21,3 | 20,5 | 21,3 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 18,3 | 19,0 | 8,1 | 0,1 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 1 | 52,6 | 20,1 | 18,5 | 19,5 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 19,2 | 18,9 | 8,3 | 0,1 |
| J - 7 | 12 | H2O | 1 | 61,3 | | 15,6 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 15,5 | 7,7 | 0,1 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 1 | 36,1 | 21,1 | 20,0 | 19,8 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 19,2 | 19,6 | 8,1 | 0,2 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 1 | 37,7 | 20,8 | 19,6 | 20,5 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 18,4 | 19,5 | 8,2 | 0,3 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 1 | 53,9 | 19,1 | 18,9 | 19,6 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 19,4 | 20,0 | 8,2 | 0,4 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 1 | 61,6 | | 14,9 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 14,0 | 7,5 | 0,2 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 1 | 72,6 | 24,2 | 23,3 | 24,3 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 20,5 | 21,4 | 8,3 | 0,1 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 1 | 84,2 | 24,6 | 22,8 | 23,0 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 20,7 | 21,0 | 8,4 | 0,1 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 1 | 65,1 | 21,2 | 21,4 | 22,0 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 22,0 | 22,7 | 8,3 | 0,1 |
| J - 14 | 20 | H2O | 1 | 82,6 | 18,6 | 17,8 | | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 16,7 | 7,3 | 0,1 |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 1 | 42,5 | 24,4 | 22,7 | 24,3 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 22,0 | 22,2 | 8,4 | 0,1 |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 1 | 49,8 | 23,4 | 23,1 | 24,0 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 21,8 | 22,1 | 8,4 | 0,3 |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 1 | 58,1 | 21,1 | 20,8 | 20,7 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 22,4 | 21,2 | 8,5 | 0,2 |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 1 | 70,1 | 17,9 | 18,0 | 17,8 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 17,1 | 7,3 | 0,2 |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 1 | 375,0 | 26,9 | 23,9 | 24,1 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 21,4 | 20,0 | 8,4 | 0,1 |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 1 | 300,0 | 26,1 | 20,4 | 22,6 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 22,1 | 19,8 | 8,5 | 0,1 |
| J - 30 | 27 | (*) - (L) | 1 | 300,0 | 22,9 | 18,5 | 20,1 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 23,0 | 21,5 | 8,5 | 0,1 |
| J - 30 | 28 | H2O | 1 | 275,0 | 19,0 | 18,5 | 17,8 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 17,4 | 7,1 | 0,1 |
| J - 30 | 29 | S - (V) - N | 1 | 275,0 | 25,3 | 21,5 | 23,4 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 22,0 | 19,7 | 8,1 | 0,3 |
| J - 30 | 30 | S - (Ld) - N | 1 | 250,0 | 24,7 | 20,3 | 25,5 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 21,4 | 19,8 | 8,3 | 0,1 |
| J - 30 | 31 | (*) - (D) - N | 1 | 275,0 | 20,9 | 20,0 | 21,0 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | 24,8 | 21,2 | 8,0 | 0,2 |
| J - 30 | 32 | H2O - N | 1 | 300,0 | 18,0 | 17,4 | 19,2 | 17,5 | 34,8 | 8,2 | 18,6 | 32,5 | 7,9 | 47,0 | 59,0 | 24,0 | | 17,4 | 7,0 | 0,4 |
| Adulto | 33 | S - (D) | 1 | 925,0 | 21,4 | 19,7 | 20,8 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,0 | 18,2 | 8,2 | 0,2 |
| Adulto | 34 | (*) - (L) | 1 | 1.350,0 | 20,8 | 20,7 | 21,6 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 18,9 | 18,7 | 8,4 | 0,1 |
| Adulto | 35 | H2O | 1 | 2.000,0 | 18,4 | 17,9 | 18,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,9 | 7,1 | 0,1 |
| Embrión | 1 | S - (D) | 2 | 37,7 | 19,4 | 19,9 | 20,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 16,2 | 17,4 | | |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 2 | 35,9 | 20,7 | 18,4 | 18,8 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 15,9 | 17,0 | | |
| Embrión | 3 | (*) - (L) | 2 | 46,9 | 16,9 | 16,3 | 17,0 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 16,2 | 16,4 | | |
| Embrión | 4 | H2O | 2 | 47,6 | 15,7 | 15,7 | 22,7 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 15,3 | | |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 2 | 12,7 | 22,4 | 21,8 | 17,5 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 16,6 | 19,4 | | |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 2 | 8,7 | 23,6 | 24,0 | | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 17,1 | 21,4 | | |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 2 | 30,9 | 20,0 | 19,0 | 19,5 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 17,2 | 17,8 | | |
| Embrión | 8 | H2O - N | 2 | 23,3 | 18,7 | 15,3 | 16,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 15,1 | | |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 2 | 54,8 | 20,7 | 18,5 | 18,8 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 17,4 | 17,7 | | |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 2 | 45,1 | 20,9 | 19,8 | 20,5 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,6 | 18,7 | | |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 2 | 53,1 | 18,7 | 17,6 | 18,3 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 19,2 | 18,2 | | |
| J - 7 | 12 | H2O | 2 | 63,4 | 16,5 | 15,7 | 17,1 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 15,4 | | |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 2 | 29,3 | 18,4 | 19,0 | 19,1 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,2 | 18,7 | | |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 2 | 30,5 | 19,7 | 19,0 | 19,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,0 | 18,9 | | |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 2 | 55,1 | 18,2 | 18,2 | 18,1 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,5 | 18,4 | | |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 2 | 64,9 | 15,3 | 15,3 | 17,5 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 15,5 | | |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 2 | 70,2 | 20,4 | 19,2 | 19,6 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 19,4 | 19,1 | | |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 2 | 67,5 | 20,8 | 19,3 | 19,8 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,7 | 18,7 | | |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 2 | 64,5 | 18,7 | 17,9 | 18,2 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,8 | 18,7 | | |
| J - 14 | 20 | H2O | 2 | 86,1 | 16,8 | 16,5 | 16,9 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 16,0 | | |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 2 | 34,9 | 21,2 | 20,3 | 20,8 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 19,6 | 19,8 | | |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 2 | 41,8 | 21,1 | 20,1 | 20,7 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 19,1 | 19,5 | | |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 2 | 56,7 | 18,8 | 18,4 | 18,5 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 19,4 | 19,1 | | |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 2 | 72,6 | 16,7 | 16,6 | 17,9 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 16,2 | | |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 2 | 325,0 | 21,8 | 18,0 | 19,0 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,2 | 16,9 | | |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 2 | 275,0 | 21,1 | 17,3 | 18,6 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 17,7 | 16,7 | | |
| J - 30 | 27 | (*) - (L) | 2 | 275,0 | 20,1 | 17,4 | 19,6 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 20,2 | 18,7 | | |
| J - 30 | 28 | H2O | 2 | 350,0 | 16,8 | 15,9 | 16,0 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 16,1 | | |
| J - 30 | 29 | S - (V) - N | 2 | 225,0 | 21,0 | 18,7 | 19,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 18,0 | 17,4 | | |
| J - 30 | 30 | S - (Ld) - N | 2 | 250,0 | 21,2 | 17,5 | 19,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 17,9 | 17,0 | | |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|----|---------------|---|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| J - 30 | 31 | (*) - (D) - N | 2 | 300,0 | 19,4 | 18,2 | 18,9 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | 21,0 | 19,2 | | |
| J - 30 | 32 | H2O - N | 2 | 400,0 | 17,1 | 16,2 | 16,4 | 18,5 | 38,2 | 11,3 | 18,2 | 34,3 | 11,4 | 50,0 | 57,0 | 24,0 | | 16,0 | | |
| Adulto | 33 | S - (D) | 2 | | 20,3 | 20,8 | 20,5 | 20,8 | 46,2 | 15,4 | 20,9 | 41,4 | 15,4 | 55,0 | 61,0 | 24,0 | 19,5 | 20,0 | | |
| Adulto | 34 | (*) - (L) | 2 | | 19,5 | 21,4 | 20,9 | 20,8 | 46,2 | 15,4 | 20,9 | 41,4 | 15,4 | 55,0 | 61,0 | 24,0 | 19,9 | 20,2 | | |
| Adulto | 35 | H2O | 2 | | 18,7 | 18,9 | 18,7 | 20,8 | 46,2 | 15,4 | 20,9 | 41,4 | 15,4 | 55,0 | 61,0 | 24,0 | | 18,7 | | |
| Embrión | 1 | S - (D) | 4 | 35,8 | 16,9 | 17,4 | 18,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 14,4 | 16,0 | 7,2 | 0,6 |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 4 | 34,5 | 17,7 | 17,3 | 17,9 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 14,4 | 16,4 | 7,9 | 0,3 |
| Embrión | 3 | (*) - (L) | 4 | 44,7 | 15,9 | 15,4 | 16,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 14,7 | 15,4 | 8,3 | 0,2 |
| Embrión | 4 | H2O | 4 | 46,3 | 14,5 | 14,4 | 14,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,5 | 7,0 | 0,2 |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 4 | 10,2 | 20,0 | 21,4 | | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 14,9 | 18,7 | 8,2 | 0,3 |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 4 | 7,1 | 19,4 | 19,4 | 19,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 15,0 | 18,9 | 8,3 | 0,2 |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 4 | 24,4 | 18,7 | 18,5 | 19,1 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 15,2 | 17,7 | 9,1 | 0,2 |
| Embrión | 8 | H2O - N | 4 | 24,3 | 14,0 | 13,9 | | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,6 | 7,3 | 0,2 |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 4 | 52,7 | 18,0 | 16,6 | 16,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 15,1 | 15,8 | 8,4 | 0,1 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 4 | 40,4 | 18,2 | 17,5 | 18,2 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 15,6 | 16,7 | 7,9 | 1,3 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 4 | 51,0 | 18,2 | 17,0 | 18,0 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,2 | 16,4 | 8,4 | 0,3 |
| J - 7 | 12 | H2O | 4 | 64,6 | 14,3 | 14,4 | 14,5 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,2 | 7,2 | 0,1 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 4 | 21,2 | 19,4 | 17,5 | 17,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,6 | 17,0 | 8,9 | 0,2 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 4 | 20,9 | 18,4 | 17,7 | 18,0 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,1 | 17,1 | 9,1 | 0,3 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 4 | 52,3 | 16,2 | 16,4 | 16,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,8 | 16,9 | 9,3 | 0,3 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 4 | 66,5 | 14,6 | 14,4 | 14,3 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,2 | 7,4 | 0,3 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 4 | 65,3 | 17,5 | 17,4 | 18,0 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,6 | 16,4 | 8,3 | 0,1 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 4 | 63,9 | 18,4 | 17,2 | 17,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,9 | 16,6 | 8,4 | 0,1 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 4 | 63,7 | 18,4 | 17,8 | 17,9 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,4 | 16,7 | 8,2 | 0,2 |
| J - 14 | 20 | H2O | 4 | 92,5 | 15,4 | 14,8 | 15,2 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,6 | 6,9 | 0,1 |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 4 | 27,3 | 19,7 | 18,4 | 19,8 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 17,6 | 17,8 | 7,8 | 0,6 |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 4 | 31,5 | 20,2 | 18,4 | 18,8 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 17,4 | 17,7 | 8,2 | 0,3 |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 4 | 49,7 | 18,2 | 17,1 | 17,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 17,9 | 16,9 | 8,8 | 0,3 |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 4 | 71,3 | 15,6 | 15,3 | 15,5 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 14,5 | 7,1 | 0,3 |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 4 | 325,0 | 19,4 | 16,7 | 18,6 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,0 | 15,1 | 7,8 | 0,7 |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 4 | 250,0 | 19,5 | 16,6 | 18,8 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 15,8 | 15,6 | 8,0 | 0,3 |
| J - 30 | 27 | (*) - (L) | 4 | 350,0 | 18,8 | 16,7 | 19,4 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 18,3 | 16,8 | 8,3 | 0,7 |
| J - 30 | 28 | H2O | 4 | 400,0 | 15,6 | 14,8 | 14,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 15,0 | 7,0 | 0,2 |
| J - 30 | 29 | S - (V) - N | 4 | 200,0 | 21,9 | 18,0 | 20,3 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 18,8 | 15,9 | 9,2 | 1,2 |
| J - 30 | 30 | S - (Ld) - N | 4 | 225,0 | 22,0 | 18,5 | 20,2 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 16,1 | 15,7 | 8,9 | 0,9 |
| J - 30 | 31 | (*) - (D) - N | 4 | 225,0 | 19,1 | 16,5 | 17,7 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | 19,3 | 17,5 | 9,0 | 0,3 |
| J - 30 | 32 | H2O - N | 4 | 400,0 | 16,0 | 16,6 | 16,3 | 14,7 | 42,4 | 9,5 | 14,2 | 37,5 | 9,1 | 62,0 | 68,0 | 24,0 | | 15,2 | 7,1 | 0,8 |
| Embrión | 1 | S - (D) | 6 | 32,4 | 21,7 | 21,3 | 23,4 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,3 | 20,5 | 8,1 | 0,3 |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 6 | 28,6 | 23,7 | 22,8 | 23,3 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,4 | 20,4 | 8,0 | 1,3 |
| Embrión | 3 | (*) - (L) | 6 | 37,7 | 21,7 | 20,6 | 21,3 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,6 | 19,9 | 7,4 | 0,7 |
| Embrión | 4 | H2O | 6 | 44,0 | 18,0 | 17,8 | 20,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,9 | 6,9 | 0,3 |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 6 | 9,1 | 25,3 | 25,3 | 25,3 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,0 | 23,5 | 7,8 | 0,2 |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 6 | 6,9 | 26,5 | 26,5 | 26,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,3 | 22,7 | 8,1 | 0,1 |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 6 | 17,7 | 26,6 | 26,6 | 26,6 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,3 | 22,1 | 8,5 | 0,2 |
| Embrión | 8 | H2O - N | 6 | 25,1 | 17,6 | 17,4 | 17,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,1 | 7,3 | 0,3 |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 6 | 40,6 | 21,3 | 20,1 | 20,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,9 | 19,4 | 8,0 | 0,7 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 6 | 27,7 | 22,0 | | | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,9 | 19,9 | 7,8 | 2,5 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 6 | 47,1 | 22,8 | 21,3 | | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,8 | 20,5 | 8,0 | 0,2 |
| J - 7 | 12 | H2O | 6 | 60,0 | 17,3 | 17,4 | 17,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,1 | 7,2 | 0,2 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 6 | 16,9 | 22,0 | 22,0 | 22,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,4 | 21,1 | 8,7 | 0,2 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 6 | 15,7 | 22,0 | 22,0 | 22,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,7 | 21,2 | 8,8 | 0,1 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 6 | 37,5 | 20,4 | 20,6 | 20,6 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,8 | 21,1 | 9,4 | 0,3 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 6 | 56,0 | 17,0 | 17,3 | 17,4 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,2 | 7,5 | 0,5 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 6 | 51,3 | 21,6 | 20,6 | 21,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,4 | 20,4 | 7,8 | 0,5 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 6 | 46,8 | 22,2 | 21,0 | 21,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,6 | 20,5 | 7,1 | 1,5 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 6 | 47,2 | 21,9 | 20,7 | 21,5 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 20,7 | 20,3 | 8,1 | 0,5 |
| J - 14 | 20 | H2O | 6 | 57,0 | 17,6 | 17,6 | 18,4 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,5 | 7,0 | 0,3 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|------------------|----|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| J - 14 | 21 S - (V) - N | 6 | 22,2 | 22,0 | 22,0 | 22,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,3 | 20,9 | 8,1 | 0,2 |
| J - 14 | 22 S - (Ld) - N | 6 | 25,0 | 22,0 | 22,0 | 22,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,4 | 21,5 | 8,1 | 0,3 |
| J - 14 | 23 (*) - (D) - N | 6 | 38,6 | 20,4 | 20,4 | 20,4 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,5 | 20,6 | 9,1 | 0,2 |
| J - 14 | 24 H2O - N | 6 | 62,6 | 18,0 | 18,0 | 18,7 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,6 | 7,3 | 0,5 |
| J - 30 | 25 S - (D) | 6 | 250,0 | 22,2 | 19,6 | 21,1 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 19,4 | 18,8 | 8,0 | 1,4 |
| J - 30 | 26 S - (Li) | 6 | 275,0 | 22,1 | 19,3 | 21,1 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 18,7 | 18,9 | 7,3 | 1,9 |
| J - 30 | 27 (*) - (L) | 6 | 300,0 | 20,7 | 20,5 | 21,0 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,1 | 20,1 | 8,0 | 1,6 |
| J - 30 | 28 H2O | 6 | 350,0 | 17,8 | 17,6 | 18,2 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 17,4 | 6,9 | 0,5 |
| J - 30 | 29 S - (V) - N | 6 | 150,0 | 20,2 | 20,2 | 20,2 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 18,5 | 18,7 | 8,7 | 2,0 |
| J - 30 | 30 S - (Ld) - N | 6 | 150,0 | 22,2 | 22,2 | 22,2 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 18,6 | 19,1 | 8,9 | 1,6 |
| J - 30 | 31 (*) - (D) - N | 6 | 175,0 | 19,4 | 19,4 | 19,4 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | 21,7 | 20,0 | 8,8 | 0,3 |
| J - 30 | 32 H2O - N | 6 | 225,0 | 18,3 | 19,8 | 18,1 | 19,6 | 43,2 | 13,6 | 19,3 | 38,4 | 13,8 | 52,0 | 55,0 | 24,0 | | 7,4 | 1,4 | |
| Adulto | 33 S - (D) | 6 | 500,0 | | 22,6 | | 19,4 | 46,8 | 15,2 | 18,8 | 42,4 | 15,2 | 47,0 | 84,0 | 24,0 | | 22,0 | 9,4 | 3,7 |
| Adulto | 34 (*) - (L) | 6 | 1.800,0 | | 22,2 | | 19,4 | 46,8 | 15,2 | 18,8 | 42,4 | 15,2 | 47,0 | 84,0 | 24,0 | | 20,1 | 8,5 | 0,5 |
| Adulto | 35 H2O | 6 | 2.300,0 | | 18,5 | | 19,4 | 46,8 | 15,2 | 18,8 | 42,4 | 15,2 | 47,0 | 84,0 | 24,0 | | 18,4 | 6,7 | 0,9 |
| Embrión | 1 S - (D) | 8 | 24,6 | 23,8 | 24,4 | 25,0 | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,4 | 23,1 | 8,0 | 0,4 |
| Embrión | 2 S - (Li) | 8 | 23,8 | 26,0 | 25,3 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,6 | 23,3 | 8,4 | 0,4 |
| Embrión | 3 (*) - (L) | 8 | 34,7 | | 23,5 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,8 | 22,3 | 8,5 | 0,6 |
| Embrión | 4 H2O | 8 | 27,0 | | 20,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,7 | 7,1 | 0,5 |
| Embrión | 5 S - (V) - N | 8 | 8,0 | | 28,1 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 23,1 | 8,2 | 0,2 |
| Embrión | 6 S - (Ld) - N | 8 | 6,6 | | 28,3 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 23,0 | 8,3 | 0,1 |
| Embrión | 7 (*) - (D) - N | 8 | 14,7 | | 28,5 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 24,0 | 8,5 | 0,2 |
| Embrión | 8 H2O - N | 8 | 45,9 | | 20,2 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,2 | 7,6 | 0,4 |
| J - 7 | 9 S - (D) | 8 | 18,8 | | 26,0 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,3 | 24,2 | 8,5 | 1,5 |
| J - 7 | 10 S - (Li) | 8 | 18,6 | | 23,4 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 22,8 | 7,7 | 1,8 |
| J - 7 | 11 (*) - (L) | 8 | 44,5 | | 23,5 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,4 | 23,0 | 7,7 | 0,4 |
| J - 7 | 12 H2O | 8 | 80,6 | | 20,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,4 | 7,5 | 0,6 |
| J - 7 | 13 S - (V) - N | 8 | 14,8 | | 25,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,6 | 24,3 | 8,7 | 0,1 |
| J - 7 | 14 S - (Ld) - N | 8 | 13,5 | | 25,6 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,7 | 24,7 | 8,7 | 0,1 |
| J - 7 | 15 (*) - (D) - N | 8 | 29,5 | | 24,0 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 23,9 | 9,3 | 0,3 |
| J - 7 | 16 H2O - N | 8 | 67,7 | | 20,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,5 | 7,1 | 0,8 |
| J - 14 | 17 S - (D) | 8 | 42,2 | 25,1 | 23,2 | 23,6 | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,2 | 22,7 | 7,0 | 2,4 |
| J - 14 | 18 S - (Li) | 8 | 44,3 | 25,0 | 24,5 | 24,0 | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,4 | 23,5 | 7,5 | 1,3 |
| J - 14 | 19 (*) - (L) | 8 | 47,3 | | 24,6 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,4 | 23,7 | 7,5 | 0,5 |
| J - 14 | 20 H2O | 8 | 86,3 | | 20,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,7 | 7,4 | 1,3 |
| J - 14 | 21 S - (V) - N | 8 | 17,9 | | 25,3 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 24,3 | 24,6 | 7,7 | 0,2 |
| J - 14 | 22 S - (Ld) - N | 8 | 21,2 | | 25,2 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 24,1 | 24,3 | 8,1 | 0,3 |
| J - 14 | 23 (*) - (D) - N | 8 | 33,5 | | 24,0 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 24,6 | 24,0 | 8,6 | 0,2 |
| J - 14 | 24 H2O - N | 8 | 66,8 | | 20,9 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,7 | 7,6 | 0,9 |
| J - 30 | 25 S - (D) | 8 | 168,4 | | 27,0 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 23,6 | 24,9 | 8,6 | 2,7 |
| J - 30 | 26 S - (Li) | 8 | 143,4 | | 26,3 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,8 | 26,0 | 8,1 | 2,0 |
| J - 30 | 27 (*) - (L) | 8 | 275,0 | | 23,3 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 24,0 | 23,0 | 7,7 | 1,1 |
| J - 30 | 28 H2O | 8 | 368,4 | | 20,8 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 21,1 | 8,1 | 2,8 |
| J - 30 | 29 S - (V) - N | 8 | 143,4 | | 24,8 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,0 | 22,9 | 8,6 | 1,3 |
| J - 30 | 30 S - (Ld) - N | 8 | 93,4 | | 26,8 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,1 | 23,1 | 8,8 | 1,8 |
| J - 30 | 31 (*) - (D) - N | 8 | 200,0 | | 23,1 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | 22,1 | 23,1 | 8,6 | 0,4 |
| J - 30 | 32 H2O - N | 8 | 343,4 | | 22,7 | | 22,8 | 47,2 | 15,4 | 22,9 | 41,6 | 15,4 | 53,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,7 | 7,4 | 2,5 |
| Adulto | 33 S - (D) | 8 | 350,0 | | 22,0 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,8 | 9,9 | 1,9 |
| Adulto | 34 (*) - (L) | 8 | 1.750,0 | | 23,6 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 21,4 | 8,8 | 0,2 |
| Adulto | 35 H2O | 8 | 2.600,0 | | 20,3 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 19,9 | 7,2 | 3,0 |
| Adulto | 33 S - (D) | 10 | 275,0 | | 24,3 | | 26,1 | 46,7 | 16,2 | 26,3 | 43,1 | 16,3 | 45,0 | 53,0 | 26,0 | | 22,9 | 9,1 | 2,8 |
| Adulto | 34 (*) - (L) | 10 | 600,0 | | 28,4 | | 26,1 | 46,7 | 16,2 | 26,3 | 43,1 | 16,3 | 45,0 | 53,0 | 26,0 | | 24,6 | 8,6 | 0,9 |
| Adulto | 35 H2O | 10 | 2.200,0 | | 21,8 | | 26,1 | 46,7 | 16,2 | 26,3 | 43,1 | 16,3 | 45,0 | 53,0 | 26,0 | | 21,3 | 7,2 | 6,9 |
| Embrión | 1 S - (D) | 13 | 10,9 | | 26,7 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 21,1 | 8,6 | 0,9 |
| Embrión | 2 S - (Li) | 13 | 12,2 | | 24,7 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 21,0 | 8,1 | 0,9 |
| Embrión | 3 (*) - (L) | 13 | 26,5 | | 22,7 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 20,9 | 8,8 | 0,5 |
| Embrión | 4 H2O | 13 | 46,4 | | 18,5 | | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | | 18,2 | 7,7 | 1,0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------|----|---------------|----|---------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|------|
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 13 | 7,2 | 25,2 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,6 | 8,5 | 0,3 |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 13 | 5,7 | 28,7 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,0 | 8,8 | 0,2 |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 13 | 14,7 | 27,7 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,0 | 8,7 | 0,1 |
| Embrión | 8 | H2O - N | 13 | 33,9 | 17,9 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,1 | 7,7 | 0,5 |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 13 | 8,9 | 25,6 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 21,2 | 7,8 | 1,4 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 13 | 10,9 | 26,6 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,8 | 7,6 | 1,8 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 13 | 25,7 | 21,9 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,8 | 9,0 | 0,7 |
| J - 7 | 12 | H2O | 13 | 81,4 | 18,3 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,5 | 8,3 | 1,4 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 13 | 13,8 | 23,4 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 21,9 | 8,8 | 0,2 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 13 | 12,8 | 24,8 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,8 | 9,1 | 0,2 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 13 | 25,2 | 25,7 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 23,2 | 9,5 | 0,5 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 13 | 62,7 | 18,5 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,4 | 8,3 | 1,1 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 13 | 20,8 | 25,0 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,4 | 7,3 | 1,6 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 13 | 19,6 | 24,1 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,1 | 8,2 | 0,9 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 13 | 39,1 | 23,1 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 21,4 | 8,2 | 0,3 |
| J - 14 | 20 | H2O | 13 | 75,0 | 18,9 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,7 | 8,3 | 1,8 |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 13 | 17,2 | 23,7 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,5 | 8,2 | 0,2 |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 13 | 18,6 | 24,3 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,9 | 8,5 | 0,2 |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 13 | 29,8 | 25,0 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 22,6 | 8,9 | 0,2 |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 13 | 64,8 | 18,5 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,5 | 8,4 | 1,3 |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 13 | 200,0 | 23,8 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,0 | 7,8 | 1,8 |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 13 | 175,0 | 22,4 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,2 | 8,0 | 2,2 |
| J - 30 | 27 | (*) - (L) | 13 | 350,0 | 20,7 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,7 | 8,8 | 0,9 |
| J - 30 | 28 | H2O | 13 | 300,0 | 18,6 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,5 | 8,1 | 5,4 |
| J - 30 | 29 | S - (V) - N | 13 | 175,0 | 24,0 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,6 | 8,5 | 1,6 |
| J - 30 | 30 | S - (Ld) - N | 13 | 200,0 | 24,3 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,3 | 7,3 | 1,7 |
| J - 30 | 31 | (*) - (D) - N | 13 | 300,0 | 20,4 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 20,9 | 8,6 | 0,4 |
| J - 30 | 32 | H2O - N | 13 | 300,0 | 18,6 | 21,8 | 44,5 | 13,7 | 20,7 | 39,9 | 13,7 | 50,0 | 61,0 | 24,0 | 18,7 | 8,0 | 4,3 |
| Adulto | 33 | S - (D) | 13 | 236,8 | 19,6 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 20,0 | 9,0 | 2,2 |
| Adulto | 34 | (*) - (L) | 13 | 1.550,0 | 24,6 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 9,1 | 0,9 |
| Adulto | 35 | H2O | 13 | 1.750,0 | 18,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,9 | 7,9 | 10,7 |
| Embrión | 1 | S - (D) | 18 | 10,4 | 26,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,3 | 7,5 | 1,0 |
| Embrión | 2 | S - (Li) | 18 | 9,9 | 27,4 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,0 | 8,2 | 1,1 |
| Embrión | 3 | (*) - (L) | 18 | 21,8 | 26,6 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,1 | 9,1 | 0,8 |
| Embrión | 4 | H2O | 18 | 48,5 | 18,6 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 19,0 | 7,0 | 1,1 |
| Embrión | 5 | S - (V) - N | 18 | 7,1 | 25,5 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 24,0 | 8,8 | 0,1 |
| Embrión | 6 | S - (Ld) - N | 18 | 5,6 | 26,9 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 25,0 | 8,5 | 0,1 |
| Embrión | 7 | (*) - (D) - N | 18 | 14,5 | 26,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 28,7 | 8,7 | 0,1 |
| Embrión | 8 | H2O - N | 18 | 27,5 | 18,2 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,5 | 7,6 | 0,6 |
| J - 7 | 9 | S - (D) | 18 | 8,9 | 24,0 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 21,6 | 7,8 | 1,2 |
| J - 7 | 10 | S - (Li) | 18 | 10,2 | 24,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 7,0 | 1,6 |
| J - 7 | 11 | (*) - (L) | 18 | 27,9 | 24,6 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 21,3 | 9,3 | 0,6 |
| J - 7 | 12 | H2O | 18 | 71,6 | 18,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,7 | 8,4 | 1,3 |
| J - 7 | 13 | S - (V) - N | 18 | 13,8 | 23,8 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,8 | 9,0 | 0,1 |
| J - 7 | 14 | S - (Ld) - N | 18 | 12,7 | 24,1 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,1 | 8,8 | 0,3 |
| J - 7 | 15 | (*) - (D) - N | 18 | 15,6 | 24,3 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 9,3 | 0,4 |
| J - 7 | 16 | H2O - N | 18 | 57,8 | 18,3 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,6 | 8,4 | 1,2 |
| J - 14 | 17 | S - (D) | 18 | 18,8 | 22,5 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,0 | 7,0 | 2,1 |
| J - 14 | 18 | S - (Li) | 18 | 17,9 | 26,8 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,2 | 7,3 | 1,6 |
| J - 14 | 19 | (*) - (L) | 18 | 30,3 | 23,4 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 21,9 | 7,7 | 0,4 |
| J - 14 | 20 | H2O | 18 | 79,5 | 18,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,7 | 8,5 | 1,7 |
| J - 14 | 21 | S - (V) - N | 18 | 16,5 | 23,2 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 7,9 | 0,3 |
| J - 14 | 22 | S - (Ld) - N | 18 | 18,3 | 23,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 23,2 | 8,3 | 0,3 |
| J - 14 | 23 | (*) - (D) - N | 18 | 27,8 | 24,4 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 8,8 | 0,2 |
| J - 14 | 24 | H2O - N | 18 | 42,9 | 18,3 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,7 | 8,6 | 1,3 |
| J - 30 | 25 | S - (D) | 18 | 150,0 | 19,5 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 20,1 | 6,9 | 1,6 |
| J - 30 | 26 | S - (Li) | 18 | 125,0 | 24,3 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 21,9 | 7,0 | 2,3 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------|------------------|----|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|
| J - 30 | 27 (*) - (L) | 18 | 200,0 | 21,1 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 20,7 | 8,8 | 1,0 |
| J - 30 | 28 H2O | 18 | 250,0 | 18,7 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,4 | 8,6 | 5,5 |
| J - 30 | 29 S - (V) - N | 18 | 125,0 | 23,5 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,4 | 7,3 | 1,2 |
| J - 30 | 30 S - (Ld) - N | 18 | 150,0 | 24,3 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 22,7 | 7,2 | 1,3 |
| J - 30 | 31 (*) - (D) - N | 18 | 175,0 | 20,5 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 19,9 | 8,3 | 0,9 |
| J - 30 | 32 H2O - N | 18 | 225,0 | 18,2 | 20,2 | 49,6 | 14,8 | 20,5 | 46,5 | 14,9 | 44,0 | 50,0 | 24,0 | 18,4 | 8,5 | 5,1 |

Apéndice 2

Datos relativos al estudio de dispersión en ejemplares fósiles. En la matriz de datos se describen entre otras cosas: grupo taxonómico, origen de los datos, origen sedimentario, posición de enterramiento, área total ocupada por el ejemplar, y valores del estado de dispersión (% de desarticulación-ausencia, y % de solapamiento).

| Exemplar | EJEMPLAR | GRUPO | PUBLICACIÓN | LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA | POSICIÓN DE ENTERRAMIENTO | AREA Total (mm2) | % DESARTICULACIÓN-AUSENCIA | % SOLAPAMIENTO |
|---------------------------------------|------------------|---------------------|-------------------------|-----------------------------------|---------------------------|------------------|----------------------------|----------------|
| <i>Eoocracrus brechiptera</i> | HLMD-Me 10474 | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Dorso-ventral | 4554,3 | 17,46 | 23,21 |
| <i>Eoocracrus brechiptera</i> | SMNK. PAL. 2663a | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Lateral | 4586,87 | 7,15 | 38,05 |
| <i>Palaeopsittacus kelleri</i> | HLMD-Me 3376 | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Dorso-ventral | 1762,54 | 54,11 | 5,84 |
| <i>Palaeopsittacus cf. georgei</i> | SMNK. PAL. 3834a | Ornithuromorpha | Mayr (2002) | Messel, Alemania | Dorso-ventral | 4174,15 | 27,86 | 18,2 |
| <i>Rhynchaelites messelensis</i> | ? | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Lateral | 7281,66 | 3,84 | 38,88 |
| <i>Messelornithidae</i> | ? | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Green River Formation, Colorado | Dorso-ventral | 5209,37 | 51,14 | 13,28 |
| <i>Messelornis cristata</i> | ? | Ornithuromorpha | Hesse (1988) | Messel, Germany | Lateral | 4547,85 | 1 | 31,54 |
| <i>Strigiformes</i> indet. | ? | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Lateral | 3317,4 | 63,26 | 15,07 |
| <i>Coraciiformes</i> indet. | ? | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Dorso-ventral | 5392,42 | 21,16 | 20,57 |
| <i>Piciformes</i> indet | ? | Ornithuromorpha | Schaal & Ziegler (1988) | Messel, Germany | Lateral | 3462,05 | 5,09 | 36,37 |
| <i>Junciatursus merketi</i> | ? | Ornithuromorpha | Peters (1987) | Messel, Germany | Lateral | 38,37 | 38,37 | 27,89 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | IGM 100/1017 | Ornithuromorpha | Norell (2001) | Ukhaa Tolgod, Mongolia | Dorso-ventral | 2980,96 | 31,59 | 30,05 |
| <i>Larus delawarensis</i> | ? | Ornithuromorpha | Bickart (1984) | Maryland, USA | Dorso-ventral | 21233,12 | 57,96 | 15,47 |
| Exemplar 1 | LH-11386 | Enantiornithe | Sanz (2001) | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 167,9 | 77,37 | 6,79 |
| Exemplar 2 | LH-11386 | Enantiornithe | Sanz (2001) | Cuenca, Spain | Lateral | 531,67 | 36,69 | 44,22 |
| <i>Concomnis lacustris</i> | LH-2814 | Enantiornithe | Sanz (1992) | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 1398,47 | 61,26 | 5,9 |
| <i>Eodulavis hoyasi</i> | LH-13500 | Enantiornithe | Sanz (1996) | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 960,84 | 77,93 | 9,14 |
| <i>Eoathayonis walkeri</i> | IVPP V10916 | Enantiornithe | Zhou et al. (1992) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 1860,62 | 74,99 | 10,33 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | LH-4022R | Enantiornithe | Sanz (1988) | Cuenca, Spain | Lateral | 892,48 | 51,44 | 24,47 |
| <i>Enantiornithe</i> indet. | LP-4450-IEI | Enantiornithe | Sanz (1997) | Cataluña, Spain | Dorso-ventral | 834,69 | 72,72 | 11,16 |
| <i>Noguerornis gonzaletzi</i> | LP.1702 P. | Enantiornithe | Lacasa (1986) | Cataluña, Spain | Dorso-ventral | 278,04 | 94,1 | 4,92 |
| <i>Sinornis santensis</i> | BNHMBPV-538a | Enantiornithe | Sereno (1992) | Liaoning, China | Lateral | 2548,43 | 64,47 | 19,1 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | MUCPv-142 | Enantiornithe | Chiappe & Calvo (1994) | Rio Colorado Formation, Patagonia | Lateral | 4125,19 | 78,17 | 20,08 |
| <i>Propteryx jengjingensis</i> | V 11665 | Enantiornithe | Zhang (2000) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 1722,66 | 1 | 7,29 |
| <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> | GMV-2129 | Confuciusornithidae | Chiappe (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 4302,04 | 39,8 | 34,57 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> | GMV-2130 | Confuciusornithidae | Chiappe (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 7612,14 | 13,27 | 15,07 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> | GMV-2131 | Confuciusornithidae | Chiappe (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 6039,07 | 16,7 | 6,65 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> | GMV-2132 | Confuciusornithidae | Chiappe (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 13755,9 | 58,88 | 34,68 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> | GMV-2133 | Confuciusornithidae | Chiappe (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 9192,13 | 39,67 | 30,47 |
| <i>Liaoxiornis delicatus</i> | ? | Confuciusornithidae | Hou & Chen (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 687,14 | 4,23 | 7,43 |
| <i>Confuciusornis dai</i> | IVPP V11553 | Confuciusornithidae | Hou (1999) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 9724,85 | 1 | 5,34 |

| | | | | | | | | |
|---|---------------------------|----------------------------|---------------------|-------------------------------|---------------|-----------|-------|-------|
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> | (Berlin exemplar) | <i>Archaeopteryx</i> -like | Meyer (1860) | Solnhofen, Germany | Lateral | 10313.44 | 5.17 | 29.55 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> | (Eichstätt exemplar) | <i>Archaeopteryx</i> -like | Wellhofer (1974) | Solnhofen, Germany | Lateral | 5569.62 | 3.98 | 42.17 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> | (London exemplar) | <i>Archaeopteryx</i> -like | de Beer (1954) | Solnhofen, Germany | Lateral | 10605.44 | 63.07 | 23.6 |
| <i>Archaeopteryx bavaria</i> | (Münchener exemplar) | <i>Archaeopteryx</i> -like | Wellhofer (1993) | Solnhofen, Germany | Lateral | 10356.43 | 7.24 | 39.42 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> | (Solnhofen exemplar) | <i>Archaeopteryx</i> -like | Wellhofer (1988) | Solnhofen, Germany | Lateral | 15803.57 | 11.54 | 47.18 |
| <i>Sapeornis chuoyangensis</i> | V 12698 | <i>Archaeopteryx</i> -like | Zhou (2002) | Beijing, China | Dorso-ventral | 28918.78 | 74.82 | 28.79 |
| <i>Jeholornis prima</i> | IVPP V13274 | <i>Archaeopteryx</i> -like | Zhou (2002) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 35860.49 | 51.15 | 17.59 |
| <i>Rahona astromi</i> | ? | <i>Archaeopteryx</i> -like | Forster (1998) | Madagascar | Lateral | 6933.4 | 77.96 | 26.35 |
| <i>Caudipteryx zui</i> | NGMC 97-4-A | Dinosaurs | Qiang (1998) | Liaoning, China | Lateral | 24135.94 | 52.76 | 24.4 |
| <i>Caudipteryx zui</i> | NGMC 97-9-A | Dinosaurs | Qiang (1998) | Liaoning, China | Lateral | 17869.06 | 56.65 | 17.45 |
| <i>Diromaeosauridae</i> indet. | NGMC 91-A | Dinosaurs | Qiang (2001) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 29232.6 | 7.79 | 9.89 |
| <i>Microaptor gui</i> | IVPP V13352 | Dinosaurs | Xu (2003) | Liaoning, China | Lateral | 26698.43 | 4.6 | 30.22 |
| <i>Protoraptor zhuanus</i> | V 12330 | Dinosaurs | Xu (2000) | Liaoning, China | Dorso-ventral | 2904.86 | 67.38 | 12.43 |
| <i>Protoarchaeopteryx robusta</i> | NGMC2125 | Dinosaurs | Ji (1997) | Liaoning, China | Lateral | 24424.57 | 41.58 | 16.05 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | IVPP V12811 | Dinosaurs | Xu (1999) | Liaoning, China | Lateral | 35488.89 | 67.06 | 13.06 |
| <i>Bepetosauros inexpectus</i> | V11559 | Dinosaurs | Xu (1999) | Liaoning, China | Lateral | 1042.26 | 83.67 | 19.02 |
| <i>Camarasaurus</i> indet. | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Wyoming, USA | Dorso-ventral | 1,38E+06 | 11.35 | 28.17 |
| <i>Comptosaurus medius</i> | CM 11337 | Dinosaurs | McIntosh (1981) | Morrison Formation, USA | Lateral | , 4.41 | 38.15 | |
| <i>Coelophysis</i> indet. | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Arizona, USA | Dorso-ventral | , 14.3 | 39.97 | |
| <i>Compsognathus longipes</i> | ? | Dinosaurs | Wagner (1859) | Solnhofen, Germany | Lateral | , 14.17 | 38.5 | |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Alberta, Canada | Lateral | 4,59E+06 | 1 | 31.11 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | ? | Dinosaurs | Mathew (1924) | Alberta, Canada | Lateral | , 4.73 | 32.74 | |
| <i>Hadrosaurid</i> indet. | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Alberta, Canada | Lateral | 4,78E+07 | 25.97 | 23.69 |
| <i>Edmontosaurus</i> indet. | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Lesotho, South Africa | Lateral | 124608.49 | 1 | 46.33 |
| <i>Heyuanmia huangi</i> | HYMV1-1 | Dinosaurs | Lü (2002) | Guangdong, China | Lateral | 143456.73 | 45.44 | 43.52 |
| <i>Hypsilophodon</i> indet. | ? | Dinosaurs | Exemplar Photograph | North America | Lateral | , 33.08 | 25.05 | |
| <i>Lagosuchus talampayensis</i> | ? | Dinosaurs | Sereno (1994) | Chanares Formation, Argentina | Dorso-ventral | 3113.27 | 70.08 | 14.66 |
| <i>Monoclonus nasicornus</i> | ? | Dinosaurs | Brown (1917) | Alberta, Canada | Lateral | 3,12E+06 | 1 | 31.43 |
| <i>Mussaurus</i> (Prosauropod juvenile) | ? | Dinosaurs | Bonaparte (1979) | Argentina | Lateral | 2687.37 | 28.09 | 30.35 |
| <i>Nqwebasaurus ihwazi</i> | AM 6040 | Dinosaurs | Klerk (2000) | South Africa | Lateral | 26643.72 | 69.48 | 32.91 |
| <i>Oviraptor</i> indet. (Embryo) | IGM100/971 | Dinosaurs | Norell (2001) | Djadokhen Formation, Mongolia | Lateral | 10875.14 | 58.27 | 32.82 |
| <i>Protoceratops</i> indet. | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Mongolia | Dorso-ventral | 334032.88 | 7.68 | 41.22 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> | AMNH? | Dinosaurs | Weishampel (1990) | Mongolia | Dorso-ventral | 149557.09 | 13.23 | 31.75 |
| <i>Protiguanodon mongolensis</i> | AMNH? | Dinosaurs | Weishampel (1990) | Mongolia | Dorso-ventral | 180968.75 | 17.85 | 19.18 |
| <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i> | AMNH? | Dinosaurs | Weishampel (1990) | Mongolia | Dorso-ventral | 30614.67 | 63.11 | 41.09 |
| <i>Stegosaur</i> indet. | (Smithsonian institution) | Dinosaurs | Lambert (1993) | Wyoming, USA | Lateral | 2,56E+06 | 47.24 | 34.33 |
| <i>Struthiomimus altus</i> | ? | Dinosaurs | Lambert (1993) | Alberta, Canada | Lateral | , 4.41 | 43.92 | |
| <i>Dromatius novaeollandiae</i> Embrión | TMM M-7575 | Dinosaurs | DigiMorph Webf | Texas, USA | Lateral | 5177.47 | 59.81 | 37.71 |

| | | | | | | | | |
|--|-------------------|-------------|---------------------|----------------------------|---------------|----------|-------|-------|
| <i>Campylognathoides lasius</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Holzmaden, Germany | Dorso-ventral | 13932,1 | 30,64 | 10,15 |
| <i>Pterodactylus</i> indet. 1 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Sohnhofen, Germany | Lateral | 2299,72 | 7,64 | 29,99 |
| <i>Anurognathus ammoni</i> | Nr. 1922 I 42 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | , | 24,44 | 29,09 |
| <i>Ctenochasma gracile</i> | Nr. AS VI 30 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Lateral | 6400,83 | 11,72 | 48,54 |
| <i>Campylognathoides cf. lasius</i> | ? | Pterosauria | Wild (1975) | Germany | Dorso-ventral | 5223,88 | 90 | 20,95 |
| <i>Dimorphodon macronyx</i> | BMNH R 1034 | Pterosauria | Padian (1983) | Southwest of England | Lateral | , | 62,31 | 43,64 |
| <i>Dimorphodon macronyx</i> | YPM9182a | Pterosauria | Padian (1983) | Southwest of England | Lateral | , | 97,85 | 3,38 |
| <i>Dorygnathus bantensis</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Holzmaden, Germany | Dorso-ventral | , | 31,83 | 23,96 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> | 2887 exemplar | Pterosauria | Wild (1975) | Cene presso Bergano, Italy | Lateral | 2725,54 | 80,21 | 26,54 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> | 2888 exemplar | Pterosauria | Wild (1975) | Cene presso Bergano, Italy | Dorso-ventral | 15018,37 | 51,68 | 33,6 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> | Milano exemplar | Pterosauria | Wild (1975) | Cene presso Bergano, Italy | Lateral | 5026,53 | 23,4 | 50,48 |
| <i>Germanodactylus cristatus</i> | Nr. 1892 IV 1 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Lateral | , | 30,29 | 33,49 |
| <i>Germanodactylus rhumphastinus</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 23,43 | 19,04 |
| <i>Peteinosaurus zambelli</i> | 3359 exemplar | Pterosauria | Wild (1975) | Cene presso Bergano, Italy | Lateral | 5578,72 | 18,59 | 66,71 |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Dorso-ventral | , | 7,28 | 30,97 |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | No. 1942 | Pterosauria | Abel (1925) | Germany | Dorso-ventral | , | 1 | 32,43 |
| <i>Pterodactylus elegans</i> | Nr. 1875 XIV 501 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Lateral | 1101,11 | 7,89 | 44,38 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 1 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Cene presso Bergano, Italy | Dorso-ventral | , | 4,38 | 27,38 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 2 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 1 | 46,94 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 3 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 13,87 | 49,3 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 4 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 1 | 53,29 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> | NHMW 1975-1756 | Pterosauria | Wellenhofer (1987) | Germany | Dorso-ventral | 5374,91 | 1 | 22,58 |
| <i>Pterodactylus micronix</i> | Nr. 1911 I 31 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 2812,95 | 31,4 | 17,55 |
| <i>Pterodactylus micronix</i> (juvenile) | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 1 | 27,02 |
| <i>Pterodactylus</i> indet. (juvenile) | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 23,13 | 63,32 |
| <i>Pterodactylus</i> indet. 2 | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | 1798,49 | 4,75 | 27,45 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i> a | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 3955,44 | 27,47 | 44,24 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i> b | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 2568,99 | 24,06 | 29,18 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i> c | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 754,48 | 55,34 | 13,67 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i> d | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 2489,91 | 33,79 | 55,9 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus</i> e | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Lateral | 2317,55 | 14,87 | 47,44 |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i> | ? | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Sohnhofen, Germany | Dorso-ventral | 7059,47 | 35,11 | 42,2 |
| <i>Rhamphorhynchus muensteri</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Dorso-ventral | , | 14,83 | 35,23 |
| <i>Rhamphorhynchus</i> indet | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Dorso-ventral | , | 3,98 | 26,12 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 5 | juvenile exemplar | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 12,2 | 56,61 |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i> | ? | Pterosauria | Exemplar Photograph | Germany | Lateral | , | 49,59 | 29,09 |
| <i>Sordes pilosus</i> | PIN Nr. 2585/3 | Pterosauria | Wellenhofer (1975) | Kasachstan, UdSSR | Dorso-ventral | 25668,75 | 22,88 | 34,03 |
| Undescribed pterosaur | ? | Pterosauria | Wild (1984) | Northern Italy | Lateral | , | 16,48 | 62,79 |

| | | | | | | | | |
|---|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------------|---------------|----------|-------|-------|
| Gobiosuchidae indet. | LH -92VE | Crocodylomorpha | Exemplar Photograph | Cuenca, Spain | Lateral | 819,58 | 26,92 | 23,47 |
| Atoposauridae indet. | LH-6009 | Crocodylomorpha | Exemplar Photograph | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 3830,09 | 45,33 | 1 |
| <i>Montecosuchus depereti</i> | MGB-512 | Crocodylomorpha | Buscalioni (1990) | Cataluña Spain | Dorso-ventral | 16240,76 | 1 | 3,59 |
| <i>Parahyalochampsia</i> (Crocodylomorpha indet.) | LH-7991 | Crocodylomorpha | Exemplar Photograph | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 15127,47 | 28,18 | 2,99 |
| <i>Crocodylemus robustus</i> | ? | Crocodylomorpha | Exemplar Photograph | Cerín, Ain (France) | Dorso-ventral | 29563,89 | 1 | 9,47 |
| <i>Atoposaurid oberndorti</i> | Nr. 3956 | Crocodylomorpha | Buscalioni (1992) | Keheim, Baviera (Germany) | Lateral | | 14,41 | 46,8 |
| <i>Shantungosuchus chustensis</i> | IVPP V2484 | Crocodylomorpha | Wu (1994) | Hangjin Qi, Mongolia | Dorso-ventral | 3289,03 | 31,44 | 13,59 |
| <i>Hoyalacerta sanzii</i> | LH11000 | Lepidosauromorpha | Evans (1999) | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 113,54 | 30,29 | 15,78 |
| Lepidosauromorpha (immature) | LH370 | Lepidosauromorpha | Evans (1996) | Cuenca, Spain | Dorso-ventral | 364,78 | 36,2 | 33,22 |
| <i>Meyasaurus fauri</i> | MGB534 | Lepidosauromorpha | Vidal (1915) | Cataluña, Spain | Dorso-ventral | 3262,95 | 72,25 | 21,46 |
| <i>Scandensis ciervensis</i> | LH11001 | Lepidosauromorpha | Evans (1998) | Cuenca, Spain | Lateral | 144,37 | 27,39 | 31,23 |
| <i>Aligatosaurus dalmaticus</i> | BSP 1902II501 | Lepidosauromorpha | Carrol (1992) | München, Germany | Lateral | 30831,25 | 39,13 | 5,03 |
| <i>Eolacerta robusta</i> | GPIM Feist specimen | Lepidosauromorpha | Müller (2001) | Geiselthal, Germany | Dorso-ventral | | 1 | 34,08 |
| <i>Eolacerta robusta</i> | GPIM Keller specimen | Lepidosauromorpha | Müller (2001) | Geiselthal, Germany | Dorso-ventral | | 4,47 | 37,33 |
| <i>Opetosaurus buccichi</i> | NMW | Lepidosauromorpha | Carrol (1992) | Germany | Dorso-ventral | | 48,47 | 12,12 |

Apéndice 3

Datos binarios obtenidos de la descripción del estado individual de dispersión a través de las variables de: desarticulación (3A), ausencia (3B), y solapamiento (3C).

3A

Desarticulación

INDIVIDUO

| Tálmex | Cabeza-Cabeza | Cuello-Cuello | Cuello-Dorsales | Pect(d)-Pect(d) | Pect(d)-Brazo(d) | Pect(i)-Pect(i) | Pect(i)-Brazo(i) | Brazo(d)-Brazo(d) | Brazo(d)-Mano(d) | Mano(d)-Mano(d) | Brazo(i)-Brazo(i) | Mano(i)-Mano(i) | Dorsales-Dorsales | Dorsales-Sacras | Pect(d)-Pect(d) | Pect(d)-Pect(i) | Pect(d)-Sacras | Pect(i)-Pect(i) | Pect(i)-Pect(i) | Pect(i)-Sacras | Pectna(d)-Pectna(d) | Pectna(d)-Pect(d) | Pectna(i)-Pectna(i) | Pectna(i)-Pect(i) | Pectna(i)-Pect(i) | Sacras-Sacras | Sacras-Caudales | Caudales-Caudales |
|--|---------------|---------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-------------------|------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|-------------------|---------------|-----------------|-------------------|
| <i>Tálmex</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Tálmex</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Exocratus brechypetra HLM-D-Mc 10474</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Exocratus brechypetra SMNK P. AL. 2663a</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parapreficus kelleri</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx lithographica (Berlin)</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Archaeopteryx lithographica (Eichstätt)</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Archaeopteryx lithographica (London)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx bavaria</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Archaeopteryx lithographica (Salzogen)</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Elanptar 1 (LH-11386)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zhou NGMC 97-4-A</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Changchengornis hengdaoensis</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Concornis liassensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus GM1-2130</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus GM1-2131</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus GM1-2132</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus GM1-2133</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Dromaeosauridae indet.</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Eoalulavis hoyasi</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoalulavis volkerti</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Palaeopsittacus cf. georgiei</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microptar hui</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Microptar zhaoianus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enantiornis juvenis (Montse)</i> LP-4450-JEI | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Noguerornis goniatzi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Proarchaeopteryx robusta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornis santensis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhycolaelis masselensis</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Mesodermillidae</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Mesodermillidae</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Strigiformes gen.</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Proformis gen.</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Liactornis delicatus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Chiquitosuchus sanzi</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Atoposaurio indet. LH-6009</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Montsecosuchus deperezi</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Parahylaeosaurus (Crocodylomorpha indet.) LH-7287</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Crocodyllus robustus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Campylodactylus liassicus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Pterodactylus gen.</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messel 23</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Asiaticus ukhuana</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Sapeornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

3B

Solapamiento

| Individuo | Cabeza-Cabeza | Cabeza-Cuello | Cabeza-Pect(d) | Cabeza-Brazo(d) | Cabeza-Mano(d) | Cabeza-Brazo(i) | Cabeza-Mano(i) | Cabeza-Dorsales | Cabeza-Pelv(i) | Cabeza-Piern(a) | Cabeza-Pie(d) | Cabeza-Piern(i) | Cabeza-Pie(i) | Cabeza-Sacras | Cabeza-Caudales | Cuello-Cuello | Cuello-Pect(d) | Cuello-Pect(i) | Cuello-Piern(a) | Cuello-Pie(d) | Cuello-Piern(i) | Cuello-Pie(i) | Cuello-Sacras | Cuello-Caudales | Pect(d)-Pect(i) |
|---|---------------|---------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|----------------|----------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------|
| Tomax | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tomin | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Eoconiacus brechiptera</i> HLMD-Me 10474 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoconiacus brechiptera</i> SMNK-PAL 2663a | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parapreflica kelleri</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica</i> (Berlin) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica</i> (Eichstätt) | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica</i> (London) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx bavaria</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica</i> (Sohlföfen) | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 1</i> (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 2</i> (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-4-A | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-9-A | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Concornis lacustris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2130 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2131 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2132 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2133 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaeosauridae</i> indet. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eodulavis hoyasi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoathyaonis walkeri</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Palaeoptiacus cf. georgei</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor hui</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor zhaoianus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enantornis juvenis</i> (Montsec) LP-4450-IEI | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Noguerornis gonzalezi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protoarchaeopteryx robusta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornis santensis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Cabeza-Cuello | Cabeza-Pect(d) | Cabeza-Brazo(d) | Cabeza-Mano(d) | Cabeza-Brazo(i) | Cabeza-Mano(i) | Cabeza-Dorsales | Cuello-Pelv(d) | Cuello-Pelv(i) | Cuello-Pierna(d) | Cuello-Pierna(i) | Cuello-Pic(i) | Cuello-Sacras | Cuello-Caudales | Pect(d)-Pect(i) |
|---|---------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|------------------|------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------|
| <i>Hadrosaurid</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heerodontosaurus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heyuamia huangi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hypsilophodont</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lagosuchus talampayensis_UPLR 09</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monoclonius masticomus BROWN</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mussaurus_Proceratops_juvenil_rotado</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Nqwebasaurus thwazi coelurosaurian</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Oviraptorid_Embryo IGM100971</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protoceratops</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Segosaur (Smithsonian institution)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Struthiomimus allius</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaius novaeollandiae Embrion</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hoyolacerta sanz LH11000</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>LH370</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Meyasaurus fauri MGB534</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Scandensis ciervensis LH11001</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Agilodactylus dalmaticus BSP 190211501</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Eolacerta robusta GPIM Feist</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Eolacerta robusta GPIM Keller</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Opetiosaurus buccichi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anurognathus ammoni</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ctenochasma gracile</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylonyathoides cf ilasticus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx BMNH R 1034</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx YPM9182a</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dorygnathus bathensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2887</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2888</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii Milano</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Cabeza-Cabeza | Cabeza-Cuello | Cabeza-Pect(d) | Cabeza-Pect(i) | Cabeza-Brazo(d) | Cabeza-Mano(d) | Cabeza-Brazo(i) | Cabeza-Mano(i) | Cabeza-Dorsales | Cabeza-Pelv(d) | Cabeza-Pelv(i) | Cabeza-Pierna(d) | Cabeza-Pierna(i) | Cabeza-Pic(i) | Cabeza-Sacras | Cabeza-Caudales | Cuello-Cuello | Cuello-Pect(d) | Cuello-Pect(i) | Cuello-Brazo(d) | Cuello-Mano(d) | Cuello-Brazo(i) | Cuello-Mano(i) | Cuello-Dorsales | Cuello-Pelv(d) | Cuello-Pelv(i) | Cuello-Pierna(d) | Cuello-Pic(d) | Cuello-Pierna(i) | Cuello-Pic(i) | Cuello-Sacras | Cuello-Caudales | Pect(d)-Pect(i) | | |
|---|---------------|---------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|------------------|------------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|------------------|---------------|------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------|---|---|
| <i>Germanodactylus cristatus</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Germanodactylus rhamphostinus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Petinosaurus zambelli</i> 3359 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus Sommering</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus elegans</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> NHMW 1975_1756 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micronix</i> g | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micronix</i> juvenil | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus sp juvenil</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterosaurismombre_rotado</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus a</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus b</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus c</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus d</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus e</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus f</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus muensteri</i> 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus sp</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 5 juvenil | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sordes pilosus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Undescribed pterosaur</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pect(d)-Pect(i) | Pect(d)-Braza(d) | Pect(d)-Mano(d) | Pect(d)-Brzo(i) | Pect(d)-Mano(i) | Pect(d)-Dorsales | Pect(d)-Pelv(d) | Pect(d)-Perna(d) | Pect(d)-Pic(d) | Pect(d)-Perna(i) | Pect(d)-Pic(i) | Pect(i)-Sacras | Pect(i)-Caudales | Braza(d)-Braza(d) | Braza(d)-Mano(d) | Braza(d)-Brzo(i) | Braza(d)-Mano(i) | Braza(d)-Dorsales | Braza(d)-Pelvis(d) |
|---|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|----------------|------------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|------------------|-------------------|--------------------|
| <i>Rhynchaetis messelensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelomihidae</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornis cristata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Strigiformes</i> gen. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coraciiformes</i> gen. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Piciformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Liactornis delicat</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chiquitosuchus sanz</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio indet. LH-6009</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monescosuchus depereti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Paruhadochampsia (Crocodylomorpha indet.) LH-7287.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crocodylemus robustus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylognathoides liasicus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messel 23</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sapeornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Bepesaurus inexpectus V71559</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis dui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gull Actinophary - Bickart 1984</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Jeholornis prima IJPP V13274</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protopteryx fengtingensis _slab V 11665</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rahona ostroni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio oberndorfi</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Shantungosuchus chusienensis_IJPP V2484</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camarasaurus</i> gen. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campiosaurus medius CM 11337</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coleophysis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Compsognathus Longipes</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pect(d)-Pect(i) | Pect(d)-Brazo(d) | Pect(d)-Mano(d) | Pect(d)-Brzo(i) | Pect(d)-Mano(i) | Pect(i)-Dorsales | Pect(d)-Pelv(d) | Pect(d)-Perna(d) | Pect(d)-Pie(d) | Pect(d)-Perna(i) | Pect(d)-Pie(i) | Pect(d)-Sacras | Pect(d)-Caudales | Pect(i)-Pect(i) | Pect(i)-Brazo(d) | Pect(i)-Mano(i) | Pect(i)-Dorsales | Pect(i)-Pelv(d) | Pect(i)-Perna(d) | Pect(i)-Pie(d) | Pect(i)-Perna(i) | Pect(i)-Pie(i) | Pect(i)-Sacras | Pect(i)-Caudales | Brazo(d)-Brazo(d) | Brazo(d)-Mano(d) | Brazo(d)-Brazo(i) | Brazo(d)-Mano(i) | Brazo(d)-Dorsales | Brazo(d)-Pctvis(d) | | | | | | |
|---|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|----------------|------------------|----------------|----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|-----------------|------------------|----------------|------------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|--------------------|---|---|---|---|---|---|
| <i>Hadrosaurid</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Heerodontosaurus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heyuamia huangi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hypsiloophont</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lagosuchus talampayensis_UPLR 09</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monoclonius nasicornus BROWN</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Musaurus_Proauropod juvenil_rotado</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Nqvelasaurus thwazi coelurosaurian</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Oviraptorid_Embryo IGM100971</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protoceratops</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis 2</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Stegosaur (Smithsonian institution)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Siruthioninus altus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaius novaeollandiae Embrion</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hyolacerta sanz LH11000</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>LH370</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Meyasaurus fauri MGB534</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scandensis ciervensis LH11001</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Agilodactylus dalmaticus BSP 190211501</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta GPIM Feist</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta GPIM Keller</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Opetosaurus buccichi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anurognathus ammoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ctenochasma gracile</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylorhachoides cf ilasticus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx BMNH R 1034</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx YPM9182a</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dorygnathus bathensis</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2887</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2888</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii Milano</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pect(d)-Pect(i) | Pect(d)-Brazo(d) | Pect(d)-Brzo(i) | Pect(d)-Mano(i) | Pect(d)-Dorsales | Pect(d)-Pelv(i-d) | Pect(d)-Perna(d) | Pect(d)-Pie(d) | Pect(d)-Perna(i) | Pect(d)-Pie(i) | Pect(i)-Saclras | Pect(i)-Caudales | Brazo(d)-Brazo(d) | Brazo(d)-Mano(d) | Brazo(d)-Brazo(i) | Brazo(d)-Mao(i) | Brazo(d)-Dorsales | Brazo(d)-Pelvis(d) |
|---|-----------------|------------------|-----------------|-----------------|------------------|-------------------|------------------|----------------|------------------|----------------|-----------------|------------------|-------------------|------------------|-------------------|-----------------|-------------------|--------------------|
| <i>Gerrnanodactylus cristatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gerrnanodactylus rhamphastinus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Perietinosaurus zambelli 3359</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus Sommering</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus elegans</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi 2</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi 3</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi 4</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi NHMW 1975_1756</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micronix g</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micronyx juvenil</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus sp juvenil</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterosaursimombre rotado</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus a</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus b</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus c</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus d</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus e</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus f</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus muensteri 2</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus sp</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi 5 juvenil</i> | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sordes pilosus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Undescribed pterosaur</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Brazo(d)-Pélvis(t) | Brazo(d)-Pierna(d) | Brazo(d)-Piñe(r)a(t) | Brazo(d)-Sacras | Brazo(d)-Caudales | Mano(d)-Brazo(t) | Brazo(t)-Dorsales | Brazo(t)-Pélvis(d) | Brazo(t)-Pélvis(t) | Brazo(t)-Piñe(r)a(d) | Brazo(t)-Piñe(r)a(t) | Brazo(t)-Sacras | Brazo(t)-Caudales | Mano(t)-Brazo(t) | Brazo(t)-Dorsales | Brazo(t)-Pélvis(d) | Brazo(t)-Pélvis(t) | Brazo(t)-Piñe(r)a(d) | Brazo(t)-Piñe(r)a(t) | Brazo(t)-Sacras | Mano(d)-Caudales | Mano(d)-Brazo(t) | Mano(d)-Piñe(r)a(t) | Mano(d)-Piñe(r)a(d) | Mano(d)-Piñe(r)a(t) | Mano(d)-Pélvis(t) | Mano(d)-Pélvis(d) | Mano(d)-Dorsales | Mano(d)-Pélvis(t) | Mano(d)-Brazo(t) | Mano(d)-Caudales | Brazo(d)-Sacras | Brazo(d)-Piñe(r)a(t) | Brazo(d)-Piñe(r)a(d) | Brazo(d)-Pélvis(t) | Brazo(d)-Pélvis(d) | |
|---|--------------------|--------------------|----------------------|-----------------|-------------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|----------------------|----------------------|-----------------|-------------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|----------------------|----------------------|-----------------|------------------|------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|-----------------|----------------------|----------------------|--------------------|--------------------|---|
| <i>Rhynchaetis meselensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelomithidae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornis cristata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Strigiformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coraciiformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Piciformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Liactornis delicatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chiquitosuchus sanzii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio</i> indet. LH-6009 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monsecosuchus depereti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parahydachampsia</i> (<i>Crocodylomorpha</i> indet.) LH-7287. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crocodilemus robustus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylognathoides liasicus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messel 23</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sapeornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Bepesaurus inexpectus</i> V11559 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis dui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gull Actinophary</i> - Bickart 1984 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Jeholornis prima</i> IJPP V13274 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protopteryx fengtingensis</i> _slab V 11665 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rahona ostroni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio oberndorfi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Shantungosuchus chusienensis</i> _IJPP V2 484 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camarasaurus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camptosaurus medius</i> CM 11337 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coleophysis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Compsognathus Longipes</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

288

| Individuo | Mano(t)-Perna(d) | Mano(t)-Pie(d) | Mano(t)-Pier(na(t)) | Mano(t)-Pie(t) | Mano(t)-Sacras | Mano(t)-Caudales | Dorsales-Dorsales | Dorsales-Pelvis(d) | Dorsales-Pelvis(t) | Dorsales-Pier(na(d)) | Dorsales-Pie(d) | Dorsales-Pier(na(t)) | Dorsales-Pie(t) | Dorsales-Sacras | Dorsales-Caudales | Pelv(d)-Pelv(d) | Pelv(d)-Pier(na(d)) | Pelv(d)-Pie(d) | Pelv(d)-Pier(na(t)) | Pelv(d)-Pie(t) | Pelv(t)-Sacras | Pelv(t)-Caudales | Pier(na(d)-Pier(na(d)) | Pier(na(d)-Pie(d) | Pier(na(t)-Pier(na(t)) | Pier(na(d)-Pie(t) | Perna(d)-Pier(na(t)) | Perna(d)-Pie(t) |
|--|------------------|----------------|---------------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|----------------------|-----------------|----------------------|-----------------|-----------------|-------------------|-----------------|---------------------|----------------|---------------------|----------------|----------------|------------------|------------------------|-------------------|------------------------|-------------------|----------------------|-----------------|
| Tomax | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tomax | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Eoconiacus brechiptera HLMD-Me 10474 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Eoconiacus brechiptera SMNK PAL. 2663a | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Parapreflica kelleri | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Archaeopteryx Lithographica (Berlin) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Archaeopteryx Lithographica (Eichstätt) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Archaeopteryx Lithographica (London) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Archaeopteryx bavarica | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Archaeopteryx Lithographica (Sohlföhen) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ejemplar 1 (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ejemplar 2 (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Caudipteryx zoui NGMC 97-4-A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Caudipteryx zoui NGMC 97-9-A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Changchengornis hengdaoziensis | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Concornis lacustris | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Confuciusornis sanctus GMV-2130 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Confuciusornis sanctus GMV-2131 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Confuciusornis sanctus GMV-2132 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Confuciusornis sanctus GMV-2133 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Dromaeosauridae indet. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Eoailavis hoyasi | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Eoathayornis walkeri | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Iberomesornis romerali | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Palaeoptiacus cf. georgei | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Microaptor hui | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Microaptor zhaoianus | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Enantiothe juvenis (Montsec) LP-4450-IEI | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Noguerornis gonalezi | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Protoarchaeopteryx robusta | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Sinornis santensis | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Mano(t)-Perna(d) | Mano(t)-Pie(d) | Mano(t)-Perna(t) | Mano(t)-Pie(t) | Mano(t)-Sacras | Mano(t)-Caudales | Dorsales-Dorsales | Dorsales-Pelvis(d) | Dorsales-Pelvis(t) | Dorsales-Perna(d) | Dorsales-Pie(d) | Dorsales-Perna(t) | Dorsales-Pie(t) | Dorsales-Sacras | Dorsales-Caudales | Pelv(d)-Pelv(d) | Pelv(d)-Pie(d) | Pelv(d)-Perna(t) | Pelv(d)-Pie(t) | Pelv(d)-Sacras | Pelv(t)-Caudales | Perna(d)-Perna(d) | Perna(d)-Pie(d) | Perna(d)-Perna(t) | Perna(d)-Pie(t) |
|--|------------------|----------------|------------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|-----------------|-------------------|-----------------|----------------|------------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|
| <i>Rhynchaetis messelensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelomihidae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornis cristata</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Strigiformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coraciiformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Piciformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Liactornis delicatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chiquitosuchus sanz</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio</i> indet. LH-6009 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monsecosuchus depereti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parahyalochampsia</i> (Crocodylomorpha indet.) LH-7287. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crocodylemus robustus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylognathoides liasicus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus</i> gen. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messel 23</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sapeornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Bepesosaurus inexpectus</i> V71559 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis dui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gull Actinophary - Bickart 1984</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Jeholornis prima</i> IJPP V13274 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protopteryx fengtingensis</i> _slab V 11665 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rahona ostroni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio oberndorfi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Shantungosuchus chusienensis</i> _IJPP V2 484 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camarasaurus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camptosaurus medius</i> CM 11337 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coleophysis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Compsognathus Longipes</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Mano(t)-Pterna(d) | Mano(t)-Pterna(t) | Mano(t)-Pie(d) | Mano(t)-Pie(t) | Mano(t)-Sacras | Mano(t)-Caudales | Dorsales-Dorsales | Dorsales-Pelvis(d) | Dorsales-Pelvis(t) | Dorsales-Pierna(d) | Dorsales-Pierna(t) | Dorsales-Pie(d) | Dorsales-Pie(t) | Dorsales-Sacras | Dorsales-Caudales | Pelv(d)-Pelv(d) | Pelv(d)-Pelv(t) | Pelv(d)-Pterna(d) | Pelv(d)-Pterna(t) | Pelv(t)-Pie(d) | Pelv(t)-Pie(t) | Pelv(t)-Sacras | Pelv(t)-Caudales | Pterna(d)-Pterna(d) | Pterna(d)-Pterna(t) | Pterna(d)-Pie(d) | Pterna(d)-Pie(t) |
|---|-------------------|-------------------|----------------|----------------|----------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------|-----------------|-----------------|-------------------|-------------------|----------------|----------------|----------------|------------------|---------------------|---------------------|------------------|------------------|
| <i>Germanodactylus cristatus</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Germanodactylus rhamphastinus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Peteinosaurus zambelli</i> 3359 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus Sommering</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus elegans</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> NHMW 1975_1756 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micromis</i> g | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus micromis</i> juvenil | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus sp juvenil</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterosaursmombre_rotado</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus a</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus b</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus c</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus d</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus e</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus f</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus muensteri</i> 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus sp</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 5 juvenil | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scaphognathus crassirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sordes pilosus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Undescribed pterosaur</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pterna(d)-Sacras | Pterna(d)-Caudales | Pie(d)-Pier(na) | Pie(d)-Pier(na) | Pie(d)-Pier(na) | Pie(d)-Sacras | Pie(d)-Caudales | Pterna(i)-Pier(na) | Pterna(i)-Caudales | Pie(i)-Pier(na) | Pie(i)-Sacras | Pie(i)-Caudales | Sacras-Sacras | Sacras-Caudales | Caudales-Caudales |
|---|------------------|--------------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------|-----------------|--------------------|--------------------|-----------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------------------|
| Tomax | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tomim | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eocoracia brechiptera</i> HLMD-Me 10474 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eocoracia brechiptera</i> SMNK.PAL. 2663a | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Paraprefica kelleri</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (Berlin) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (Eichstätt) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (London) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx bavaria</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (Sohlhofen) | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 1</i> (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 2</i> (LH-11386) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-4-4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-9-4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Concornis lacustris</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GM1'-2130 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GM1'-2131 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GM1'-2132 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GM1'-2133 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Dromaeosauroides indet.</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoalulavis hoyasi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoalulavis vulkeri</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Palaeopsittacus cf. georgei</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor hui</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor zhaoianus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enantiothe juvenil</i> (Montsec) LP-4450-IEI | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Noguerornis gonzalezi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protoarchaeopteryx robusta</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornis santensis</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pierna(d)-Sacras | Pierna(d)-Caudales | Pic(d)-Pie(d) | Pic(d)-Pier(na(t)) | Pic(d)-Pie(t) | Pic(d)-Sacras | Pic(d)-Caudales | Pierna(t)-Pier(na(t)) | Pierna(t)-Pie(t) | Pierna(t)-Caudales | Pic(t)-Pie(t) | Pic(t)-Sacras | Pic(t)-Caudales | Sacras-Sacras | Sacras-Caudales | Caudales-Caudales |
|---|------------------|--------------------|---------------|--------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------------|------------------|--------------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------------------|
| <i>Rhynchoites messelensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornithidae</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornis cristata</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Strigiformes gen.</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coraciiformes gen.</i> | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Piciformes gen.</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lixiornis delicatus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chiquitosuchus sanz</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio indei LH-6009</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Montsecosuchus deperati</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parahyaelochampsia (Crocodylomorpha indei) LH-7287</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crocodylemus robustus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylorhynchoides liasicus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus gen.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messel 23</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sapeornis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Baptosaurus inexpectus V11559</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis dui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gull Actinophony - Bickart 1984</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Joholomis prima VPP V13274</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protapteryx fengtingensis _slab V 11665</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rahona ostroni</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio oberndorfi</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Shantungosuchus chusienensis _VPP V2484</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Comarasaurus gen.</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camptosaurus medius CM 11337</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coleophysis</i> | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Compsognathus Longipes</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Perna(d)-Sacras | Perna(d)-Caudales | Pic(d)-Pic(d) | Pic(d)-Perna(t) | Pic(d)-Pic(t) | Pic(d)-Sacras | Pic(d)-Caudales | Perna(t)-Sacras | Perna(t)-Perna(t) | Perna(t)-Pic(t) | Perna(t)-Caudales | Pic(t)-Pic(t) | Pic(t)-Sacras | Pic(t)-Caudales | Sacras-Sacras | Sacras-Caudales | Caudales-Caudales |
|---|-----------------|-------------------|---------------|-----------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------|-------------------|-----------------|-------------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------------------|
| <i>Hadrosaurid</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heterodontosaurus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heyuanxia huangi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hypsilophodont</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lagosuchus talampuyensis_UPLR 09</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monoclonius nasicornus BROWN</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mussaurus_Prosauropod_Juvenil_rolado</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Nqwebasaurus Ihwazi_cochlurosaurian</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Oviraptorid_Embryo IGM100/971</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protaceratops</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis 2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Stegosaur (Smithsonian institution)</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Struthiomimus altus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaius novaeollandiae Embrion</i> | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hoyalacerta sarzi LH11000</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>LH370</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Meyasaurus faurii MGB534</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scandensis clervensis LH11001</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Agialosaurus dalmaticus BSP 19021501</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta GPM Feist</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta GPM Keller</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Opetosaurus buettichi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anurognathus ammoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ctenochasma gracile</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campyllognathoides cf ilasicus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx BMNH R 1034</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx YPM9182a</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dorygnathus bathensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2887</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii 2888</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii Milano</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Pternal(d)-Sacras | Pternal(d)-Caudales | Pie(d)-Pie(d) | Pie(d)-Pternal(i) | Pie(d)-Pie(i) | Pie(d)-Sacras | Pie(d)-Caudales | Pternal(i)-Pternal(i) | Pternal(i)-Pie(i) | Pternal(i)-Sacras | Pternal(i)-Caudales | Pie(i)-Pie(i) | Pie(i)-Sacras | Pie(i)-Caudales | Sacras-Sacras | Sacras-Caudales | Caudales-Caudales |
|---|-------------------|---------------------|---------------|-------------------|---------------|---------------|-----------------|-----------------------|-------------------|-------------------|---------------------|---------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|-------------------|
| <i>Germanodactylus cristatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Germanodactylus rhamphastinus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Perisomaus zambelli</i> 3359 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus antiquus Sommering</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus elegans</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> NHMW 1975_1756 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus microntx g</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus microntx</i> juvenil | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus sp</i> juvenil | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterosaurionnobre_rotato</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus a</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus b</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus c</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus d</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus e</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus longicaudus f</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus muensteri</i> 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhamphorhynchus sp</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus kochi</i> 5 juvenil | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Scaphognathus erassirostris</i> | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sordes pilosus</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Undescribed pterosaur</i> | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

3C

Ausencia

| Individuo | — Cabeza | — Cuello | — Pect(d) | — Pect(i) | — Brazo(d) | — Mano(d) | — Brazo(i) | — Mano(i) | — Dorsales | — Pelv(d) | — Pelv(i) | — Perna | — Pie(d) | — Pie(i) | — Sacrales | — Caudales |
|--|----------|----------|-----------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|------------|-----------|-----------|---------|----------|----------|------------|------------|
| Tabmax | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tabmin | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Eocoracias brechptera</i> HLMd-Me 10474 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eocoracias brechptera</i> SMNK.PAL. 2663a | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Paraprefica kelleri</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica (Berlin)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica (Eichstätt)</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica (London)</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx bavaria</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Archaeopteryx Lithographica (Solnhofen)</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 1 (LH-11386)</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ejemplar 2 (LH-11386)</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-4-A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-9-A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Concornis lacustris</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2130 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2131 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2132 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMV-2133 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaeosauridae</i> indet. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoalulavis hoyasi</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Eoathayornis walkeri</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Palaeopsittacus</i> cf. <i>georgei</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor hui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Microaptor zhaoianus</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enantiornithe juvenil</i> (Montsec) LP-4450-IEI | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Noguerornis gonzalezi</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Protoarchaeopteryx robusta</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornis santensis</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rhynchopteryx messelensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Messelornithidae</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |

| Individuo | Cabeza | Cuello | Pect(d) | Pect(i) | Brazo(d) | Mano(d) | Brazo(i) | Mano(i) | Dorsales | Pely(d) | Pely(i) | Perna() | Pie(d) | Piena(i) | Pie(i) | Sacrales | Caudales |
|--|--------|--------|---------|---------|----------|---------|----------|---------|----------|---------|---------|---------|--------|----------|--------|----------|----------|
| <i>Messelornis cristata</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Strigiformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coraciformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Piciformes</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Liactornis delicatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Chirotosuchus sanz</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio</i> indet. LH-6009 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Montecosuchus depereti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Parahyalochamps</i> (<i>Crocodylomorpha</i> indet.) LH-7287c | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Crocodylemus robustus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylognathoides liasicus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Pterodactylus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sinornithosaurus millenii</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Messel 23 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Apsaravis ukhaana</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sapeornis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Bepeiaosaurus inexpectus</i> V11559 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Confuciusornis dui</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Gull Actinophony - Bickart 1984 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Jeholornis prima</i> IYPP V13274 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Neuquenornis volans</i> | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Protopteryx jengmingensis</i> _slab V 11665 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Rahona ostroni</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Atoposaurio oberndorti</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Shantungosuchus chusienensis</i> IYPP V2484 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Camarasaurus</i> gen. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campitosaurus medius</i> CM 11337 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coleophysis</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Compsognathus Longipes</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Edmontosaurus regalis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Gorgosaurus libratus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hadrosaurid</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heterodontosaurus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Heyuannia huangi</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Individuo | Cabeza | Cuello | Pect(d) | Pect(i) | Brazo(d) | Mano(d) | Brazo(i) | Mano(i) | Dorsales | Pelv(d) | Pelv(i) | Perna() | Pie(d) | Pie(i) | Sacrales | Caudales |
|---|--------|--------|---------|---------|----------|---------|----------|---------|----------|---------|---------|---------|--------|--------|----------|----------|
| <i>Hypsilophodont</i> | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Lagosuchus talampayensis</i> UPLR 09 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Monoclonius nasicornus</i> BROWN | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mussaurus_Prosauropod_juvenil_rotado</i> | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Nqwebasaurus thwazi coelurosaurian</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Oviraptorid_Embryo</i> IGM100/971 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Protoceratops</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus mongolensis</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Psittacosaurus xinjiangensis</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Stegosaur (Smithsonian institution)</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Struthiomimus altus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Dromaius novaehollandiae</i> Embrion | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hoyalacerta sanzii</i> LH11000 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>LH370</i> | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Meyasaurus faurii</i> MGB534 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Scandensis ciervensis</i> LH11001 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Aigialosaurus dalmaticus</i> BSP 1902II501 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta</i> GPIM Feist | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eolacerta robusta</i> GPIM Keller | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Opetiosaurus buccichi</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anurognathus ammoni</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Ctenochasma gracile</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylonyathoides cf liasicus</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| <i>Dimorphodon macronyx</i> BMNH R 1034 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Dimorphodon macronyx</i> YPM9182a | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Dorygnathus banthensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> 2887 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> 2888 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eudimorphodon ranzii</i> Milano | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Germanodactylus cristatus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Germanodactylus rhamphistinus</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Apéndice 4

Datos extraídos de la muestra fósil. En la matriz de datos se incluyen las longitudes máximas del cráneo y de los huesos más importantes de los aparatos apendiculares (Brazo: Húmero, Ulna-Radio, Metacarpo; Pierna: Fémur, Tibia, Metatarso). También se detallan las proporciones que estas longitudes representan en función al tamaño corporal total, y los ángulos que describe la posición de cada uno de los módulos.

GRUPO TAXONÓMICO

EJEMPLAR

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--|--------|--------|--------|--------|----------|--------|--------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|------|
| <i>Eocoracias brechiptera</i> HLMd-Me 10474 | 49,07 | 354,60 | 12,99 | 301,15 | 166,70 | 197,20 | 54,84 | 50,35 | 24,40 | 36,30 | 18,10 | 0,28 | 0,60 | 1,08 |
| <i>Eocoracias brechiptera</i> SMNK-PAL. 2663a | 143,46 | 44,76 | 53,05 | 330,22 | 367,30 | 256,74 | 69,18 | 54,30 | 25,00 | 32,10 | 41,30 | 0,27 | 0,48 | 0,36 |
| <i>Paraprefica keileri</i> | | | 125,39 | 6,30 | 147,90 | 120,17 | | 47,70 | 54,00 | 23,20 | 31,60 | 1,07 | 0,54 | 0,66 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (Berlin) | 170,91 | 40,82 | 124,66 | 255,96 | 523,97 | 282,77 | 43,33 | 63,50 | 55,00 | 28,00 | 52,60 | 37,00 | 0,15 | 0,52 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (Eichstätt) | 148,97 | 81,25 | 106,97 | 348,16 | 310,61 | 261,51 | 42,13 | 41,50 | 36,50 | 17,80 | 37,00 | 30,20 | 0,16 | 0,37 |
| <i>Archaeopteryx lithographica</i> (London) | 188,37 | 42,13 | 125,09 | 1,13 | 924,02 | 429,11 | 37,29 | 75,00 | 67,50 | 34,40 | 60,50 | 44,00 | 0,09 | 0,41 |
| <i>Archaeopteryx bavarica</i> | 200,24 | 211,09 | 104,30 | 302,81 | 485,76 | 425,69 | 50,48 | 55,00 | 53,00 | 25,00 | 48,00 | 71,00 | 0,12 | 0,31 |
| <i>Archaeopteryx-like</i> | 126,18 | 106,93 | 111,21 | 238,17 | 1,080,65 | 508,19 | 75,47 | 83,00 | 72,00 | 34,19 | 70,00 | 89,50 | 0,15 | 0,37 |
| <i>Enantiornithes</i> | | | 1,90 | 43,42 | | | | | | | 18,22 | 25,92 | 15,42 | |
| <i>Enantiornithes</i> | 272,28 | 65,14 | 275,58 | 33,01 | 60,68 | 17,89 | 20,18 | 75,00 | 59,37 | 21,88 | 137,50 | 193,75 | 125,00 | 0,10 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-4-A | 170,26 | 128,00 | 129,87 | 278,13 | 3,062,50 | 898,71 | 85,50 | 75,00 | 68,75 | 25,00 | 156,25 | 187,50 | 128,25 | 0,10 |
| <i>Caudipteryx zoui</i> NGMC 97-9-A | 163,02 | 123,57 | 119,28 | 272,82 | 2,784,37 | 849,01 | 87,36 | 75,00 | 68,75 | 25,00 | 156,25 | 187,50 | 128,25 | 0,10 |
| <i>Changchengornis hengdaoziensis</i> | 93,85 | 48,69 | 132,74 | 313,98 | 185,60 | 134,75 | 32,83 | 33,53 | 31,97 | 26,68 | 33,46 | 20,64 | 0,24 | 0,68 |
| <i>Concornis lacustris</i> | 71,87 | 280,56 | 117,84 | | | 78,64 | | 32,88 | 25,24 | 15,04 | 23,89 | 34,76 | 21,70 | 0,93 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMI-2130 | 72,40 | 39,43 | 127,53 | 314,07 | 117,84 | 221,19 | 51,06 | 47,86 | 40,73 | 21,11 | 41,78 | 48,70 | 23,21 | 0,23 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMI-2131 | 114,23 | 40,75 | 141,34 | 307,02 | | 183,17 | 42,10 | 41,01 | 35,21 | 20,78 | 20,65 | 23,53 | 0,23 | 0,53 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMI-2132 | 84,35 | 3,22 | 184,82 | 290,57 | 701,08 | 316,50 | 73,89 | 69,15 | 58,45 | 33,15 | 66,05 | 53,29 | 25,64 | 0,23 |
| <i>Confuciusornis sanctus</i> GMI-2133 | 63,86 | 69,73 | 123,43 | 297,35 | 533,66 | 254,68 | 57,88 | 53,53 | 45,38 | | 46,85 | 53,29 | 25,64 | 0,23 |
| <i>Dromaeosauridae</i> indet. | 77,70 | 56,91 | 140,96 | 308,45 | 1,603,21 | 688,68 | 107,07 | 91,55 | 80,39 | 43,68 | 90,36 | 120,39 | 69,58 | 0,16 |
| <i>Eoalulavis hoyasi</i> | 24,44 | 167,81 | 11,80 | | | 45,61 | | 23,20 | 26,50 | 8,56 | | | | 1,28 |
| <i>Eoacathypus walkeri</i> | 98,23 | 350,31 | 210,34 | | | 84,51 | 34,44 | 23,50 | 26,00 | 14,00 | | | 0,41 | 0,75 |
| <i>Iberomesornis romerali</i> | | | 76,92 | 9,46 | 49,50 | 61,74 | | 17,47 | 18,17 | | 15,50 | 18,91 | 12,00 | 0,75 |
| <i>Palaeopitacus cf. georgi</i> | 32,22 | 144,57 | 326,03 | 219,60 | | 60,20 | | 45,00 | 47,35 | 24,45 | 27,75 | 31,80 | 15,35 | 1,94 |
| <i>Microraptor hui</i> | 143,90 | 161,15 | 59,67 | 295,67 | 1,600,38 | 946,29 | 66,58 | 78,74 | 86,12 | 50,10 | 90,89 | 135,30 | 72,18 | 0,07 |
| <i>Microraptor zhaoianus</i> | 59,67 | 66,65 | 59,95 | 347,92 | | 357,99 | 44,05 | 33,83 | | 52,46 | 67,28 | 31,06 | 0,12 | 0,42 |
| <i>Enantiornithes</i> | 69,56 | 303,82 | 191,43 | | | 45,93 | | 31,43 | 36,46 | 14,20 | | | 0,31 | 1,79 |
| <i>Enantiornithes</i> | 345,34 | 189,88 | | | | | | 22,40 | 24,30 | 11,30 | | | | 0,36 |
| <i>Protoarchaeopteryx robusta</i> | 63,43 | 64,52 | 117,55 | 357,00 | 2,646,94 | 808,69 | 88,47 | 88,00 | 71,43 | 42,93 | 121,43 | 160,71 | 82,14 | 0,11 |
| <i>Sinornis santensis</i> | 111,85 | 101,21 | 80,96 | 239,66 | 149,74 | 140,35 | 31,95 | | | | 13,10 | 27,54 | 20,05 | 0,23 |
| <i>Rhynchaeites messelensis</i> | 130,16 | 352,57 | 239,04 | 291,08 | 374,26 | 220,03 | 80,82 | 57,11 | 66,11 | 34,32 | 62,82 | 35,30 | 0,37 | 0,72 |
| <i>Messelornithidae</i> | 46,15 | 27,30 | 98,88 | 198,00 | 419,35 | 196,37 | 49,69 | 41,55 | 74,59 | 15,06 | 38,32 | 63,75 | 48,65 | 0,25 |
| <i>Messelornis cristata</i> | 139,80 | 108,32 | 129,00 | 197,48 | 411,54 | 150,47 | 45,56 | 39,08 | 37,55 | 18,78 | 37,96 | 57,64 | 48,43 | 0,30 |
| <i>Sirigiformes</i> gen. | 60,85 | 116,40 | 271,66 | 194,50 | 86,17 | 86,17 | | 42,87 | 34,42 | | 20,61 | 41,35 | 30,05 | 1,07 |
| <i>Coraciiformes</i> gen. | 85,76 | 52,00 | 160,02 | 223,11 | 236,89 | 161,29 | 43,84 | 47,73 | 45,97 | 19,87 | 45,84 | 23,02 | 0,27 | 0,70 |
| <i>Piciformes</i> gen. | 137,19 | 67,44 | 66,87 | 334,39 | 290,48 | 158,29 | 55,48 | 33,74 | 38,80 | 16,24 | 42,25 | 30,99 | 0,35 | 0,56 |
| <i>Liactornis delicatus</i> | 33,69 | 46,36 | 136,78 | 278,13 | 49,35 | 84,79 | 22,71 | 15,00 | 17,00 | 8,00 | 16,00 | 18,00 | 11,00 | 0,27 |

[illegible]

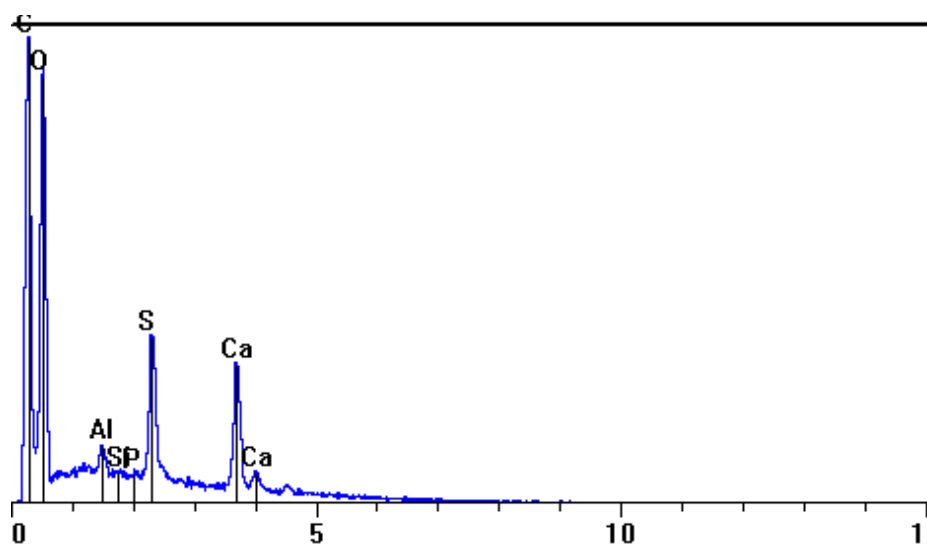
Apéndice 5

Datos extraídos de los análisis de difracción de rayos-x (EDAX). En los apéndices ordenados según los fósiles analizados, podemos encontrar los valores obtenidos en estos análisis, al igual que los gráficos que representan los difractogramas. Análisis realizados en el PRINCETON GAMMA-TECH (USA).

Montsechia vidali (LH-50.082)



Difractograma



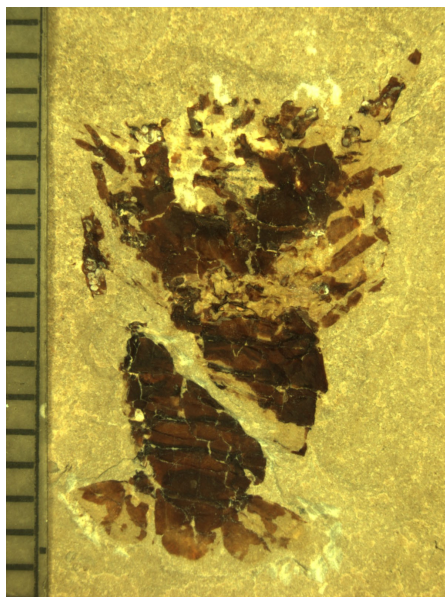
Datos del Difractograma

| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|--------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.6725 | 72.93 | 78.30 | 18.25 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0348 | 26.78 | 21.58 | 18.25 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0000 | 0.01 | 0.00 | 10.08 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0010 | 0.11 | 0.05 | 10.08 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.0007 | 0.08 | 0.03 | 18.72 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0006 | 0.09 | 0.04 | 10.08 |
| P | KA1 | 2.013 | 0.0000 | 0.00 | 0.00 | 10.08 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 13.53 |

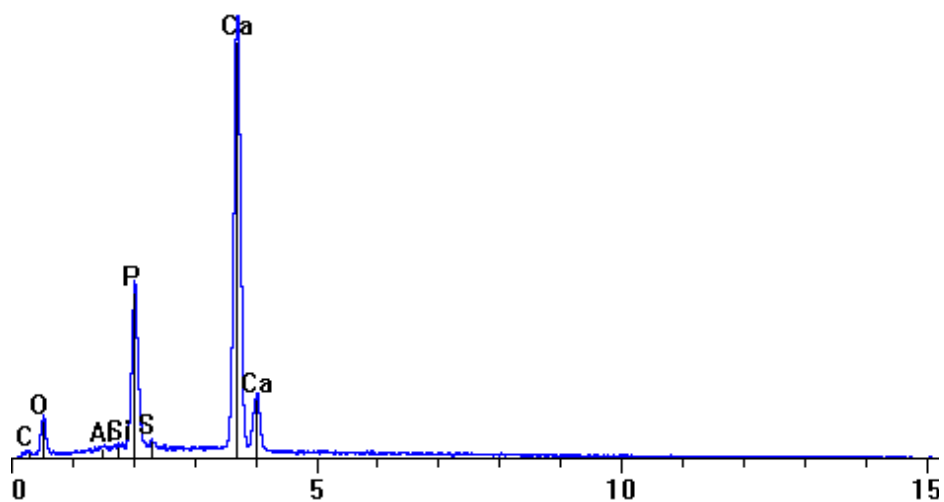
| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|-------------|-----------|---------------|-----------|-----------|
| C | KA1 | 422.4 | 6.8 | 39.5 | 376.1 | 55.2 |
| O | KA1 | 404.6 | 15.5 | 0.0 | 389.1 | 25.1 |
| Si | KA1 | 39.5 | 35.6 | 0.0 | 3.9 | 0.1 |
| S | KA1 | 192.9 | 35.4 | 0.0 | 157.5 | 4.5 |
| Ca | KA1 | 159.8 | 22.5 | 0.0 | 137.3 | 6.1 |
| Al | KA1 | 65.9 | 35.3 | 0.0 | 30.6 | 0.9 |
| P | KA1 | 39.6 | 37.6 | 0.0 | 2.0 | 0.1 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|---------|--------|--------|--------|----------|--------|
| C | KA1 | 0.041 | 0.997 | 1.088 | 1.000 | 1.084 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.176 | 1.053 | 7.304 | 1.000 | 7.688 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.543 | 1.167 | 1.074 | 1.000 | 1.253 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.704 | 1.191 | 0.993 | 1.000 | 1.183 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.875 | 1.234 | 0.969 | 1.000 | 1.196 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.440 | 1.192 | 1.171 | 1.000 | 1.395 | Elmnt. |
| P | KA1 | 0.653 | 1.215 | 1.023 | 1.000 | 1.242 | Elmnt. |

Autrapotambious gen. (LH-50.083)



Difractograma



Datos del Difractograma

| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|--------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.0230 | 9.77 | 17.51 | 4.21 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0527 | 39.38 | 52.99 | 4.21 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0023 | 0.27 | 0.21 | 36.35 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0041 | 0.48 | 0.33 | 36.35 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.3472 | 37.26 | 20.02 | 154.12 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0022 | 0.30 | 0.24 | 36.35 |
| P | KA1 | 2.013 | 0.1109 | 12.53 | 8.71 | 36.35 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 83.31 |

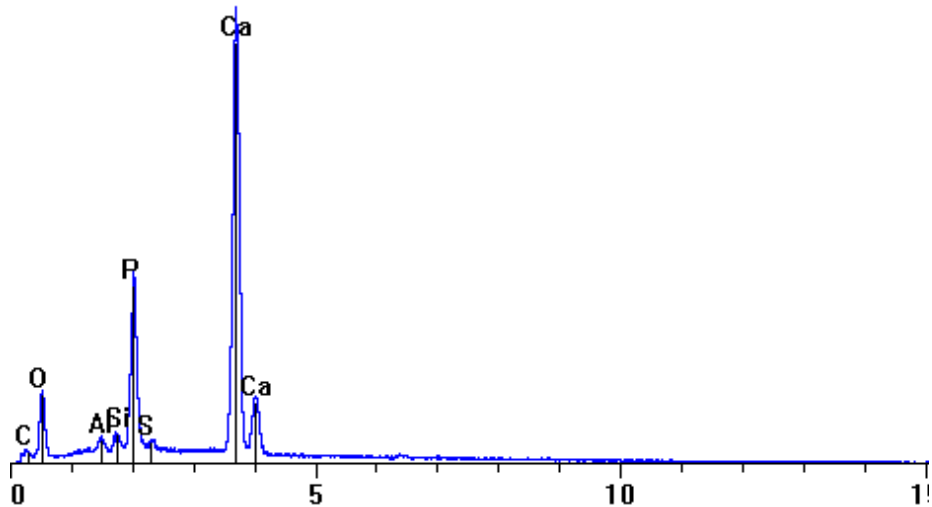
| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|-------------|-----------|---------------|-----------|-----------|
| C | KA1 | 10.9 | 2.5 | 1.4 | 7.0 | 2.8 |
| O | KA1 | 64.7 | 5.1 | 0.0 | 59.6 | 11.6 |
| Si | KA1 | 28.2 | 22.1 | 0.0 | 6.1 | 0.3 |
| S | KA1 | 36.8 | 24.7 | 0.2 | 11.9 | 0.5 |
| Ca | KA1 | 914.4 | 22.4 | 0.0 | 891.9 | 39.7 |
| Al | KA1 | 24.8 | 20.0 | 0.0 | 4.8 | 0.2 |
| P | KA1 | 339.3 | 25.4 | 0.0 | 314.0 | 12.4 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|---------|--------|--------|--------|----------|--------|
| C | KA1 | 0.058 | 0.831 | 5.120 | 0.999 | 4.253 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.213 | 0.879 | 8.509 | 1.000 | 7.476 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.590 | 0.977 | 1.227 | 0.973 | 1.167 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.733 | 0.997 | 1.229 | 0.971 | 1.190 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.885 | 1.033 | 1.039 | 1.000 | 1.073 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.497 | 0.997 | 1.393 | 0.986 | 1.369 | Elmnt. |
| P | KA1 | 0.691 | 1.017 | 1.134 | 0.980 | 1.130 | Elmnt. |

Escama de Amiiforme (LH-50.081)



Difractograma



Datos del Difractograma

| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|--------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.0240 | 9.92 | 17.01 | 7.70 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0614 | 44.98 | 57.88 | 7.70 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0064 | 0.76 | 0.56 | 31.96 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0032 | 0.38 | 0.24 | 31.96 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.3064 | 33.00 | 16.95 | 169.55 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0051 | 0.71 | 0.54 | 31.96 |
| P | KA1 | 2.013 | 0.0890 | 10.25 | 6.81 | 31.96 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 79.94 |

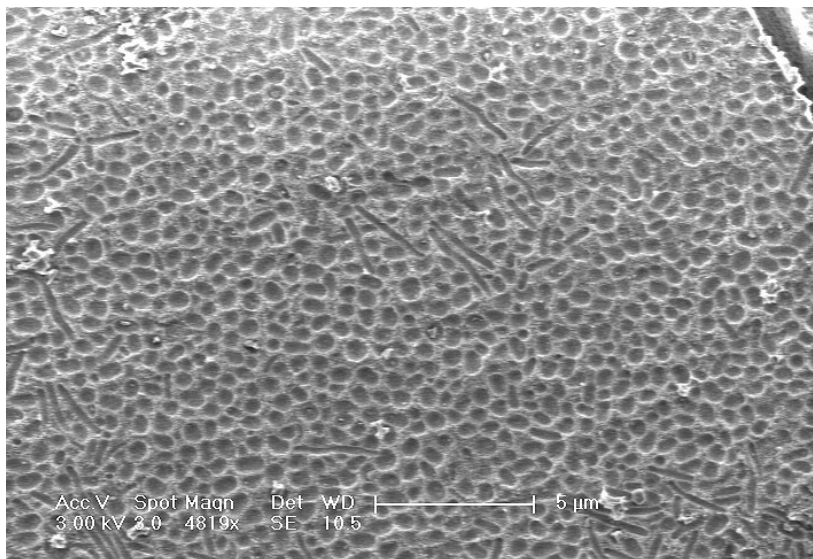
| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|----------------|--------------|------------------|--------------|--------------|
| C | KA1 | 26.9 | 5.2 | 3.5 | 18.2 | 3.5 |
| O | KA1 | 146.2 | 11.0 | 0.0 | 135.2 | 12.3 |
| Si | KA1 | 74.5 | 47.4 | 0.0 | 27.1 | 0.6 |
| S | KA1 | 62.6 | 48.4 | 0.2 | 13.9 | 0.3 |
| Ca | KA1 | 1165.5 | 36.7 | 0.0 | 1128.8 | 30.8 |
| Al | KA1 | 63.9 | 44.5 | 0.0 | 19.4 | 0.4 |
| P | KA1 | 445.4 | 54.9 | 0.0 | 390.6 | 7.1 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|---------|-----------|-----------|-----------|-------------|--------|
| C | KA1 | 0.119 | 0.837 | 4.951 | 0.999 | 4.139 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.323 | 0.885 | 8.285 | 1.000 | 7.326 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.704 | 0.983 | 1.236 | 0.976 | 1.186 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.800 | 1.004 | 1.220 | 0.971 | 1.189 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.908 | 1.039 | 1.036 | 1.000 | 1.077 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.643 | 1.004 | 1.395 | 0.987 | 1.382 | Elmnt. |
| P | KA1 | 0.782 | 1.023 | 1.147 | 0.981 | 1.152 | Elmnt. |

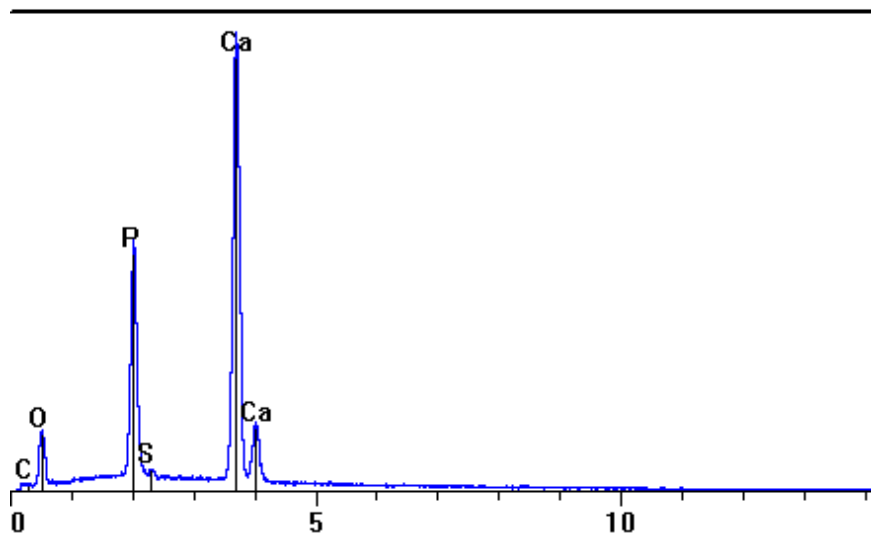
Teleósteo Primitivo (LH-50.085)



Superficie del hueso



Difractograma



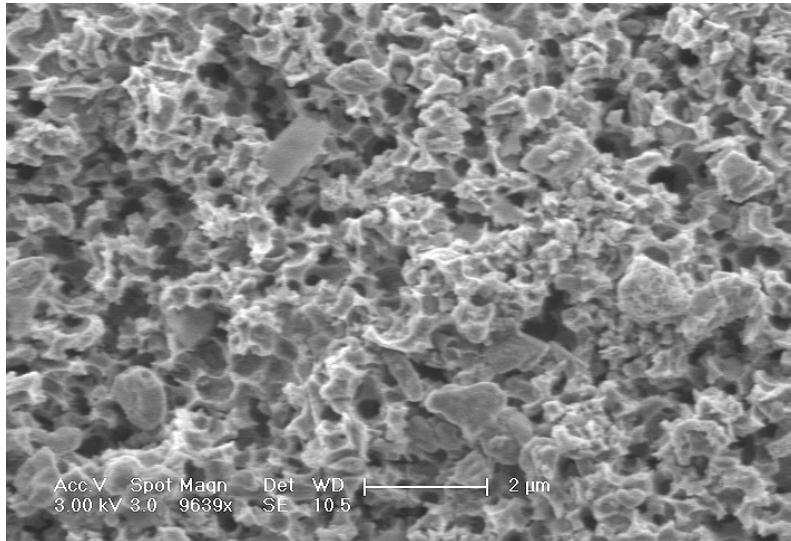
Datos del Difractograma

| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|---------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.0207 | 10.24 | 17.26 | 10.37 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0669 | 46.37 | 58.71 | 10.37 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0042 | 0.52 | 0.33 | 75.62 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.2679 | 29.21 | 14.76 | 221.99 |
| P | KA1 | 2.013 | 0.1211 | 13.66 | 8.93 | 75.62 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 109.91 |

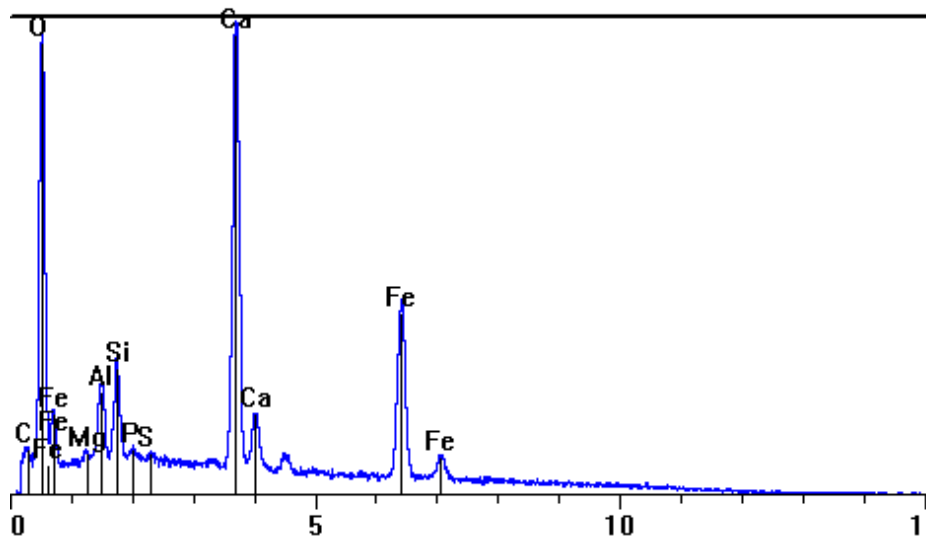
| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|-------------|-----------|---------------|-----------|-----------|
| C | KA1 | 18.5 | 5.5 | 2.9 | 10.1 | 1.8 |
| O | KA1 | 139.6 | 12.5 | 0.0 | 127.0 | 10.1 |
| S | KA1 | 65.9 | 43.8 | 0.3 | 21.8 | 0.5 |
| Ca | KA1 | 1265.9 | 37.6 | 0.0 | 1228.4 | 32.7 |
| P | KA1 | 647.6 | 45.1 | 0.0 | 602.4 | 13.3 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|---------|--------|--------|--------|----------|--------|
| C | KA1 | 0.099 | 0.838 | 5.898 | 0.999 | 4.939 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.291 | 0.886 | 7.828 | 1.000 | 6.932 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.783 | 1.005 | 1.258 | 0.976 | 1.234 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.902 | 1.041 | 1.048 | 1.000 | 1.090 | Elmnt. |
| P | KA1 | 0.758 | 1.025 | 1.120 | 0.983 | 1.128 | Elmnt. |

Glóbulo ocular (LH-50.085)



Difractograma



Datos del Difractograma

| | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|--------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.0336 | 11.12 | 17.64 | 21.25 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.1605 | 57.37 | 68.29 | 21.25 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0171 | 2.41 | 1.64 | 3.92 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0000 | 0.00 | 0.00 | 3.92 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.1174 | 12.53 | 5.95 | 84.79 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0132 | 2.19 | 1.55 | 3.92 |
| P | KA1 | 2.013 | 0.0002 | 0.02 | 0.01 | 3.92 |
| Fe | KA1 | 6.403 | 0.1180 | 14.29 | 4.87 | 32.27 |
| Mg | KA1 | 1.254 | 0.0003 | 0.06 | 0.05 | 3.92 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 27.02 |

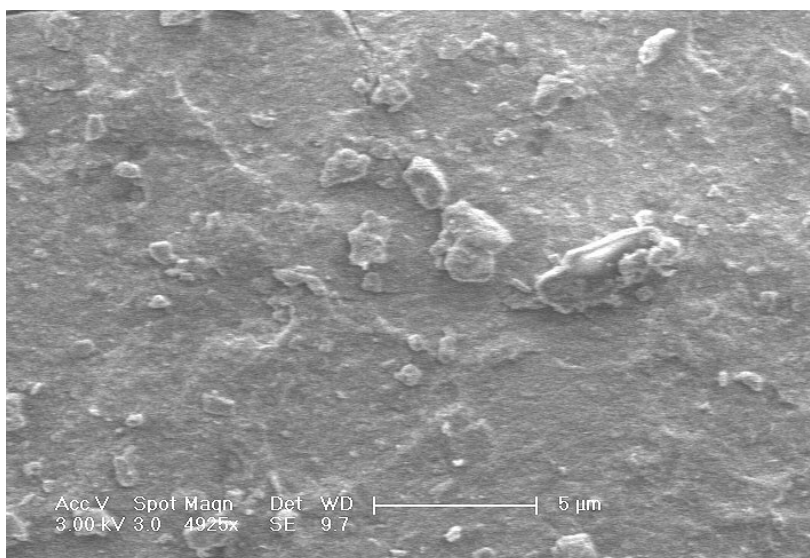
| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|----------------|--------------|------------------|--------------|--------------|
| C | KA1 | 52.6 | 13.5 | 8.1 | 31.0 | 2.3 |
| O | KA1 | 462.3 | 27.3 | 0.4 | 434.6 | 15.9 |
| Si | KA1 | 153.4 | 63.4 | 0.0 | 90.0 | 1.4 |
| S | KA1 | 56.6 | 56.4 | 0.0 | 0.2 | 0.0 |
| Ca | KA1 | 589.2 | 47.3 | 0.0 | 541.8 | 11.4 |
| Al | KA1 | 133.3 | 71.7 | 0.0 | 61.6 | 0.9 |
| P | KA1 | 64.5 | 63.7 | 0.0 | 0.8 | 0.0 |
| Fe | KA1 | 278.3 | 31.7 | 0.0 | 246.6 | 7.8 |
| Mg | KA1 | 55.4 | 54.2 | 0.0 | 1.2 | 0.0 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|------------|-----------|-----------|-----------|-------------|--------|
| C | KA1 | 0.136 | 0.855 | 3.871 | 0.999 | 3.307 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.377 | 0.904 | 3.957 | 1.000 | 3.574 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.885 | 1.004 | 1.410 | 0.996 | 1.410 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.896 | 1.025 | 1.178 | 0.984 | 1.189 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.938 | 1.061 | 1.020 | 0.986 | 1.067 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.894 | 1.025 | 1.629 | 0.996 | 1.664 | Elmnt. |
| P | KA1 | 0.918 | 1.045 | 1.290 | 0.991 | 1.336 | Elmnt. |
| Fe | KA1 | 0.984 | 1.191 | 1.016 | 1.000 | 1.211 | Elmnt. |
| Mg | KA1 | 0.846 | 0.988 | 2.053 | 0.997 | 2.022 | Elmnt. |

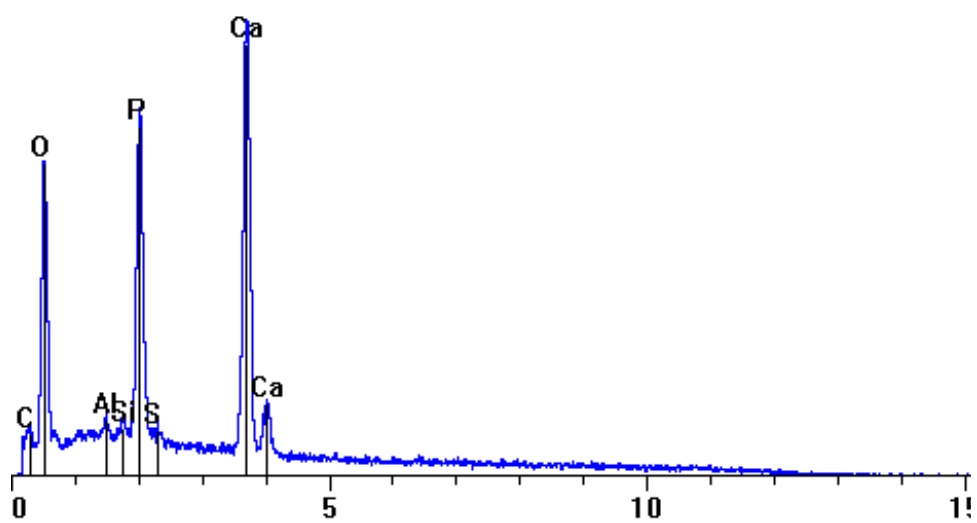
Teleósteo Primitivo (LH-50.087)



Superficie del Hueso (LH-50.087)



Difractograma



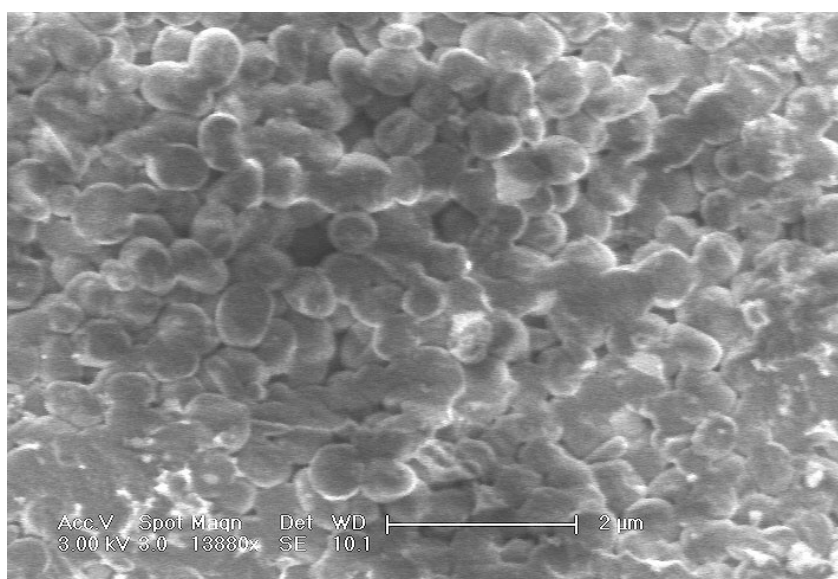
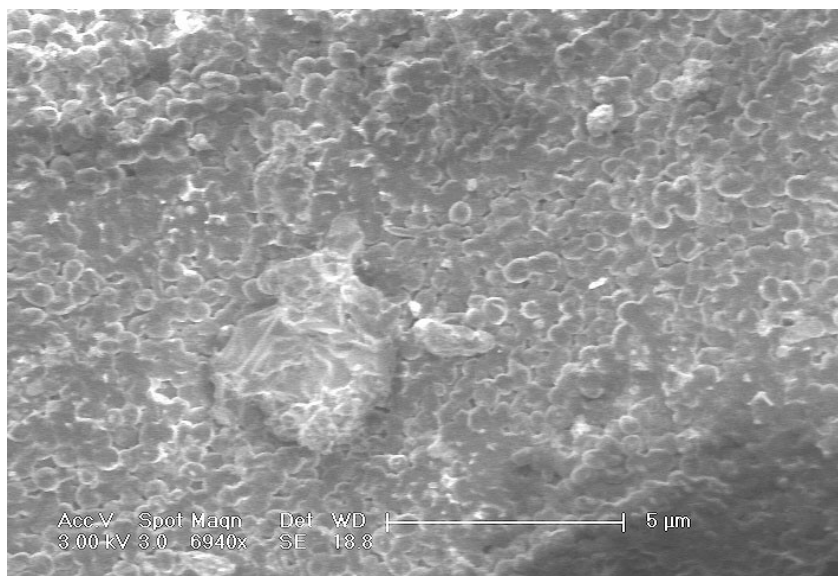
Datos del Difractograma

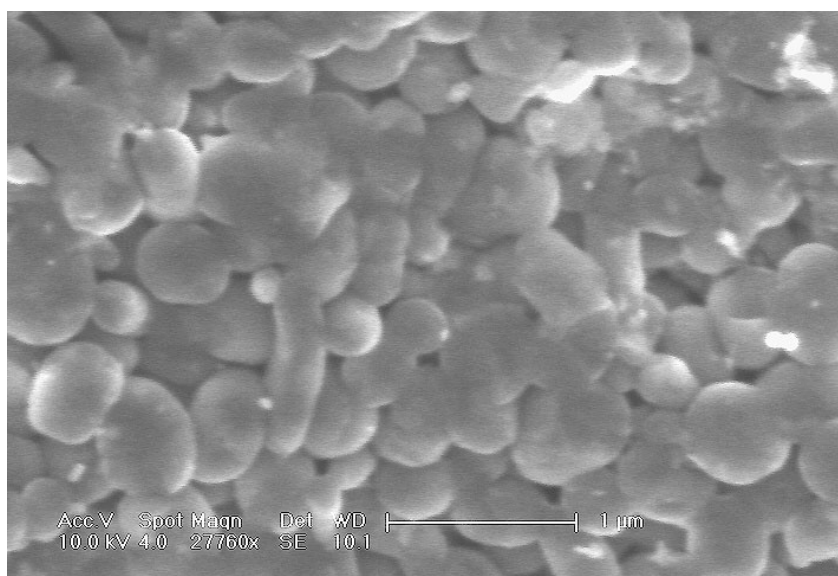
| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|-------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.2502 | 53.85 | 62.04 | 6.28 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0572 | 38.20 | 33.04 | 6.28 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0005 | 0.06 | 0.03 | 0.98 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0186 | 2.18 | 0.94 | 9.49 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.0212 | 2.53 | 0.87 | 13.96 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0010 | 0.15 | 0.07 | 0.98 |
| N | KA1 | 0.392 | 0.0018 | 3.03 | 3.00 | 6.28 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 5.63 |

| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|----------------|--------------|------------------|--------------|--------------|
| C | KA1 | 171.6 | 3.2 | 16.6 | 151.8 | 48.0 |
| O | KA1 | 117.1 | 7.1 | 0.0 | 110.0 | 15.5 |
| Si | KA1 | 18.6 | 16.7 | 0.0 | 1.9 | 0.1 |
| S | KA1 | 94.4 | 15.9 | 0.0 | 78.5 | 4.9 |
| Ca | KA1 | 87.1 | 10.7 | 0.0 | 76.4 | 7.1 |
| Al | KA1 | 20.9 | 17.4 | 0.0 | 3.5 | 0.2 |
| N | KA1 | 33.2 | 5.0 | 26.7 | 1.5 | 0.3 |

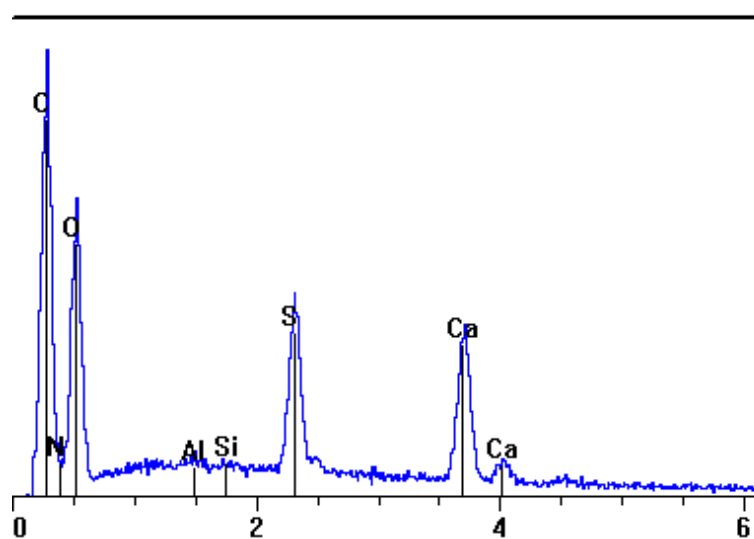
| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|------------|-----------|-----------|-----------|-------------|--------|
| C | KA1 | 0.091 | 0.971 | 2.216 | 1.000 | 2.152 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.276 | 1.026 | 6.515 | 1.000 | 6.682 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.659 | 1.138 | 1.121 | 0.993 | 1.266 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.775 | 1.161 | 1.016 | 0.993 | 1.172 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.899 | 1.204 | 0.990 | 1.000 | 1.192 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.584 | 1.162 | 1.238 | 0.996 | 1.434 | Elmnt. |
| N | KA1 | 0.129 | 1.000 | 16.546 | 0.999 | 16.542 | Elmnt. |

Glóbulo ocular (LH-50.087)





Difractograma



Datos del Difractograma

| Element | Line | keV | KRatio | Wt% | At% | ChiSquared |
|--------------|------|-------|--------|---------------|---------------|-------------|
| C | KA1 | 0.277 | 0.2502 | 53.85 | 62.04 | 6.28 |
| O | KA1 | 0.523 | 0.0572 | 38.20 | 33.04 | 6.28 |
| Si | KA1 | 1.740 | 0.0005 | 0.06 | 0.03 | 0.98 |
| S | KA1 | 2.307 | 0.0186 | 2.18 | 0.94 | 9.49 |
| Ca | KA1 | 3.691 | 0.0212 | 2.53 | 0.87 | 13.96 |
| Al | KA1 | 1.487 | 0.0010 | 0.15 | 0.07 | 0.98 |
| N | KA1 | 0.392 | 0.0018 | 3.03 | 3.00 | 6.28 |
| Total | | | | 100.00 | 100.00 | 5.63 |

| Element | Line | Gross (cps) | BKG (cps) | Overlap (cps) | Net (cps) | P:B Ratio |
|---------|------|----------------|--------------|------------------|--------------|--------------|
| C | KA1 | 171.6 | 3.2 | 16.6 | 151.8 | 48.0 |
| O | KA1 | 117.1 | 7.1 | 0.0 | 110.0 | 15.5 |
| Si | KA1 | 18.6 | 16.7 | 0.0 | 1.9 | 0.1 |
| S | KA1 | 94.4 | 15.9 | 0.0 | 78.5 | 4.9 |
| Ca | KA1 | 87.1 | 10.7 | 0.0 | 76.4 | 7.1 |
| Al | KA1 | 20.9 | 17.4 | 0.0 | 3.5 | 0.2 |
| N | KA1 | 33.2 | 5.0 | 26.7 | 1.5 | 0.3 |

| Element | Line | Det Eff | Z Corr | A Corr | F Corr | Tot Corr | Modes |
|---------|------|---------|-----------|-----------|-----------|-------------|--------|
| C | KA1 | 0.091 | 0.971 | 2.216 | 1.000 | 2.152 | Elmnt. |
| O | KA1 | 0.276 | 1.026 | 6.515 | 1.000 | 6.682 | Elmnt. |
| Si | KA1 | 0.659 | 1.138 | 1.121 | 0.993 | 1.266 | Elmnt. |
| S | KA1 | 0.775 | 1.161 | 1.016 | 0.993 | 1.172 | Elmnt. |
| Ca | KA1 | 0.899 | 1.204 | 0.990 | 1.000 | 1.192 | Elmnt. |
| Al | KA1 | 0.584 | 1.162 | 1.238 | 0.996 | 1.434 | Elmnt. |
| N | KA1 | 0.129 | 1.000 | 16.546 | 0.999 | 16.542 | Elmnt. |



- A nosa Terra non é nosa, rapaces.

Castelao (Nós, 1931)

Lucha, pero en paz ...



This is the **END** of my observations. As I wrote this report, my main consideration

was to stimulate interest in a method, and in this respect, my descriptions and pictures are only symbols of a methodology that our sciences of geology and paleontology can continue to use to great advantage, and in so doing, win new friends. We have scrutinized fossil remains, referring to recent examples to explain the peculiarities of their deposition.

"Recent Vertebrates Carcasses and Their Paleobiological Implications"
Johannes Weigelt, 1927

Oscar Cambra Moo
2006